Pr 3835

ISSN 0395—7217

Décembre 1988
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

BIBL DU MUSEUM PARIS

Tome 19

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1988 :

Président : P. OZENDA, Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402, Saint-Martin-d'Hères Cédex.

Vice-Présidents : F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cédex.

G. BELLAN, Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batterie des Lions, Marseille.

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOUTEVILLE, P. PESSON, G. RICOU, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général : P. BLANDIN, Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

Secrétaire Générale adjoint : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Trésorier : F. de BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Trésorier adjoint : H. MAURIN, même adresse.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1988 :

BARBAULT, R., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

de BEAUFORT, F. (adresse ci-dessus).

BELLAN, G. (adresse ci-dessus).

BLANDIN, P. (adresse ci-dessus).

BOURNAUD, M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cédex.

CANCELA DA FONSECA, J., Laboratoire de Biologie végétale et d'Écologie forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

CARBIENER, R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cédex.

CORRE, J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cédex.

DELPECH, R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAIM, B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

EUZET, L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

GIRARD, C., Botanique - Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT, C., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

JEANSON, C., (adresse ci-dessus).

LAGUATERIE, P., Délégation Régionale à l'Architecture et à l'Environnement de Haute-Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen.

LEVIEUX, J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

MAURIN, H., (adresse ci-dessus).

MULLER, S., Botanique et Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 16, rue Claude Bernard, 75230 Paris Cedex 05.

OZENDA, P. (adresse ci-dessus).

PAUTOU, G., Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cédex.

PERTHUISOT, J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Biostratigraphie ; Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes.

RAMADE, F. (adresse ci-dessus).

RAPP, M., CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cédex.

TESTARD, P., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

TOUFFET, J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe Scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cédex.

TREHEN, P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

Pr 3835

Décembre 1988
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

BIBL.DU MUSEUM PARIS

SOCIÉTÉ d'ÉCOLOGIE
Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976
SECRÉTARIAT GÉNÉRAL
C/O Secrétariat «Faune Flore»
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05
Tél. 336.54.32

Tome 19

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041549 6

Décembre 1988
Trimestriel

Fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIETE d ECOLOGIE
SECRETARIAT GENERAL
C/O Secrétariat «Faune Flore»
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05
Tel: 329.64.32

Tome 19

QU'EST-CE QUE L'ECOLOGIE DU PAYSAGE ?

Fascicule publié avec le soutien du Ministère de l'Environnement
(Service de la Recherche, des Etudes et du Traitement de l'Information sur l'Environnement)

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— *Tome 19* — *N° 4* — **Décembre**

SOMMAIRE

QU'EST-CE QUE L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE ?

M. LAMOTTE. — *Avant-Propos* 489

J.-Cl. LEFEUVRE, G. BARNAUD. — Écologie du paysage : mythe ou réalité ? 493

J. BAUDRY. — Structure et fonctionnement écologique des paysages : cas des bocages 523

Cl. AMOROS, J.-P. BRAVARD, J.-L. REYGROBELLET, G. PAUTOU, A.-L. ROUX. — Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écocomplexes 531

P. BLANDIN, M. LAMOTTE. — Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe 547

ERRATA 556

Analyses d'ouvrages 557

Vie de la Société 561

Informations relatives au groupe de travail «Ecologie du paysage»

— Membres du groupe «Écologie du paysage» 561

— G. BARNAUD, J.-Cl. LEFEUVRE. — Le programme «Écologie du paysage» du Comité Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel (S.R.E.T.I.E.- Minsitère de l'Environnement). 563

— Point de vue : quelques réflexions sur l'«Écologie du paysage», par R. DELPECH 575

— Extrait du rapport de conjoncture (octobre 1988) de la Section 32 du CNRS 576

— Annonce de colloque 577

CONTENTS

What is landscape Ecology ?

M. LAMOTTE. — *Foreword* 489

J.-Cl. LEFEUVRE, G. BARNAUD. — Landscape ecology : myth or reality ? 493

J. BAUDRY. — Structure and ecological functionning of landscapes : the case of hedgerow network landscapes 523

Cl. AMOROS, J.-P. BRAVARD, J.-L. REYGROBELLET, G. PAUTOU, A.-L. ROUX. — The hydrosystem and functional sector concepts within the analysis of fluvial systems at the ecocom plex level 531

P. BLANDIN, M. LAMOTTE. — An ecological entity corresponding to the study of landscapes : the ecocomplex 547

ERRATA 556

Book review 557

Activities of the Society : informations for the landscape Ecology Group 561

Avant-Propos

Les biologistes n'ont pris conscience que depuis peu de la nécessité d'étudier la Vie jusqu'à ses niveaux les plus élevés d'organisation. Après les sociétés, les populations, les peuplements, ils ont abordé les problèmes relatifs à l'ensemble d'une biocénose et à son fonctionnement dans le cadre de l'écosystème. On sait le succès que connaît ce concept qui a permis d'appréhender de façon efficace les questions relatives d'une part aux flux d'énergie et de matière, d'autre part aux équilibres et aux transformations des milieux naturels et artificiels.

L'écosystème peut être considéré comme la plus petite entité possédant une certaine autonomie de fonctionnement. Il n'en est pas moins lié de façon plus ou moins étroite aux autres écosystèmes qui l'entourent. Un fleuve, par exemple, reçoit des apports des divers écosystèmes qui couvrent son bassin versant et inversement une prairie ou une forêt dépendent des cours d'eau qui les traversent.

Ces interactions entre les écosystèmes sont particulièrement évidentes lorsqu'on considère certaines espèces animales qui, comme les Amphibiens ou certains Insectes, effectuent leur cycle vital dans un milieu aquatique et un milieu terrestre, ou qui, comme beaucoup de grands Mammifères et d'Oiseaux, utilisent selon les moments des milieux herbacés et arborés, sans parler des milieux aquatiques. Tel est le cas aussi de l'homme, dont les activités se déroulent dans tous les biotopes d'un secteur géographique.

La Géographie, préoccupée par les relations entre l'homme et le milieu où il vit, a depuis longtemps tenu compte de ce

niveau de perception en introduisant la notion de paysage. N'impliquant aucune idée d'homogénéité, le paysage — d'ailleurs bien difficile à définir avec précision — correspond à un ensemble local d'écosystèmes où se déroule l'activité d'une communauté humaine.

Par suite de la tendance toujours anthropocentrique qui caractérise la Géographie, beaucoup de questions d'intérêt plus particulièrement biologique se trouvent évidemment négligées dans cette approche. C'est le cas par exemple des flux de matière et d'énergie et, d'une façon plus générale, d'une bonne partie de ce qui touche à la faune et à la flore. Même lorsqu'elle se dit Biogéographie, la Géographie n'aborde généralement qu'une petite partie des problèmes qui concernent l'Ecologie, science plus exclusivement biologique.

Aussi est-il apparu intéressant de chercher à prolonger jusqu'au niveau du paysage les études abordées généralement — pour des raisons de simplicité (relative !) — à l'échelle de l'écosystème. Outre son intérêt théorique, cette approche écologique d'un ensemble hétérogène et complexe permet au chercheur de se situer dans le cadre habituel des problèmes d'aménagement d'un territoire.

Ce sont ces considérations qui ont conduit la Société d'Ecologie à organiser une réunion sur l'Ecologie du paysage, domaine qui a d'ailleurs fait l'objet déjà à l'étranger de nombreuses mises au point. Le présent fascicule du Bulletin d'Ecologie rassemble différents textes sur ce thème, dont certains correspondent à des communications présentées lors de cette réunion. Bien entendu il n'était pas question de faire dans ce fascicule une synthèse sur l'Ecologie du paysage, mais d'apporter différents éclairages et d'alimenter ainsi la réflexion.

Un groupe de travail «Ecologie du Paysage» s'est constitué en janvier 1988 au sein de la Société ; il forme en même temps la section française de l'International Association

for Landscape Ecology. Il nous a donc paru utile de consacrer la rubrique «Vie de la Société» à des informations concernant plus directement ce groupe. En particulier, nous y publions une présentation des programmes de recherches en Ecologie du paysage soutenu par le Comité «Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel» ; nous y joignons certains textes de réflexion issus de la réunion de travail organisée à Toulouse par le Service de la recherche, des études et du traitement de l'information sur l'environnement. C'est pour nous l'occasion de remercier le Ministère de l'Environnement pour sa contribution au financement de ce fascicule du Bulletin d'Ecologie.

M. LAMOTTE
Président Honoraire

BIBL.DU MUSEUM PARIS

M. LAMOTTE
Docteur-Docteur

Bull. Ecol., t. 19, 4, 1988, p. 493-522

ÉCOLOGIE DU PAYSAGE : MYTHE OU RÉALITÉ ?

par Jean-Claude LEFEUVRE et Geneviève BARNAUD

Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés,
Muséum National d'Histoire Naturelle
Université de Rennes I — C.N.R.S. Unité Associée 696
36, rue Geoffroy Saint-Hilaire — 75005 PARIS

PLAN

INTRODUCTION

Première partie : CONTEXTE GÉNÉRAL

I — CRÉATION DU SYNTAGME «ÉCOLOGIE DU PAYSAGE»

II — ANALYSE DES PROBLÈMES LIÉS A L'UTILISATION DE CE SYNTAGME EN FRANCE
1. Ambiguité d'ordre sémantique
2. Les différentes approches scientifiques françaises

III — PANORAMA DES GRANDS COURANTS SCIENTIFIQUES INTERNATIONAUX
1. Les approches européennes
2. Les approches américaines

Deuxième partie : ÉCOLOGIE DU PAYSAGE OU ÉVOLUTION DES CONCEPTS EN ÉCOLOGIE ? CHRONIQUE D'UNE ÉQUIPE DE RECHERCHE

I — HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE
1. De l'homogénéité à l'hérétogénéité
2. Le cas des landes : hétérogénéité spatiale intrasystème
   2.1. Hétérogénéité spatiale «instantanée»
   2.2. Hétérogénéité spatio-temporelle
3. Le cas des agrosystèmes : de l'analyse intrasystème à l'analyse intersystème
   3.1. Hétérogénéité spatiale «horizontale» intrasystème
   3.2. Hétérogénéité spatiale intersystème
4. Hétérogénéité spatiale et approche fonctionnelle des systèmes écologiques
   4.1. Typologie des systèmes hiérarchisés
   4.2. Les difficultés méthodologiques
   4.3. De l'analyse descriptive à l'approche fonctionnelle

II — TRANSFERTS, ÉCHANGES, INTERACTIONS ENTRE SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES
1. Les échanges intersystèmes vus à travers des modèles animaux
2. Modalités d'échange entre systèmes
3. Transferts «obligatoires» liés à la dynamique de l'eau

CONCLUSION

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Le texte présenté reprend les éléments essentiels de la conférence présentée à la Société d'Écologie En fonction d'échanges et d'un débat d'idées entre les auteurs, il a été parfois modifié, souvent enrichi. Compte-tenu de l'ampleur du sujet traité, aucun des points de vue exprimés ne saurait être étayé par une bibliographie exhaustive S'appuyant en priorité sur les travaux des chercheurs de l'ancien laboratoire de Zoologie et d'Écologie de l'Université de Rennes, du laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés du Muséum National d'Histoire Naturelle, et de l'Unité Associée 696 du C.N.R.S. sur l'écologie des landes, elle est volontairement utilisée d'une manière partiale, le seul but de cette attitude étant de provoquer de nouveaux débats sur : l'écologie du paysage... un mythe ou une réalité ?

MOTS-CLÉS : Écologie du paysage - Hétérogénéité - Systèmes hiérarchisés - Échanges intersystèmes - Ecotone - Landes - Bocages - Zones humides - Agroécosystèmes.

KEY-WORDS : Landscape Ecology - Heterogeneity - Hierarchical systems - Intersystem exchanges - Ecotone - Heathlands - Bocages - Wetlands - Agroecosystems

RÉSUMÉ
(Article de synthèse)

Depuis 1980, la multiplication des colloques internationaux, des publications et des ouvrages de synthèse sur l'écologie du paysage lasse à penser qu'une nouvelle discipline émerge dans le vaste champ de l'écologie

Les multiples définitions du terme paysage, très polyvalent, sont reprises rapidement. Pour les esthètes ou les philosophes, il recouvre une réalité culturelle. Pour les géographes, il se confond souvent avec la notion d'espace. Ses acceptions se sont diversifiées au rythme des sectorisations de la géographie, au point que ce concept a été rejeté par certains ou jugé flou et ambigu. Inversement, le développement de l'écologie a conduit divers géographes à des essais d'intégration des notions d'écosystèmes et de paysage.

Parallèlement, depuis la création en 1939 par le géographe allemand TROLL du syntagme écologie du paysage et son utilisation à partir des années cinquante, se regroupent sous ce vocable de multiples orientations à l'échelon international. Cela se traduit par le développement de différents courants de pensée, dont le plus traditionnel est lié à l'analyse de l'occupation des sols et de son évolution (land-use). Depuis peu, un mouvement porté par des écologistes anglo-saxons se dessine. Il est essentiellement caractérisé par la prise en compte de la dimension spatiale de l'hétérogénéité et des conséquences des activités humaines sur la structuration de l'espace et le fonctionnement des systèmes écologiques. Cette nouvelle démarche privilégie également un niveau d'organisation supérieur à celui de l'écosystème, les complexes de systèmes écologiques interactifs ou écocomplexes, et met l'accent sur la notion d'échanges intersystèmes.

L'analyse de l'évolution des idées en écologie, au cours des quinze dernières années, est basée sur les recherches menées par une équipe étudiant les landes, le bocage et les zones humides. Elle montre que tous les concepts mis en avant par l'écologie du paysage, dont l'objectif est l'élaboration d'une théorie synthétique, sont intégrés depuis longtemps par les chercheurs qui se sont intéressés à l'analyse du fonctionnement des écosystèmes et à la biologie des populations. Les études portant sur les vertébrés sont encore plus probantes, quels que soient l'échelle d'observation et le niveau d'organisation analysés.

En réalité, l'apport le plus significatif de ce domaine d'investigation consiste à privilégier comme niveau d'organisation pertinent des unités spatiales fonctionnelles dépendant plus ou moins étroitement des activités humaines. Actuellement, l'écologie du paysage n'apparaît donc pas comme une théorie nouvelle ou inédite, mais plutôt comme une approche intéressante sur le plan fondamental. Elle est surtout très opérationnelle et permet d'envisager, avec plus de pertinence que les approches écologiques classiques, tous les problèmes liés à la gestion des espèces, à l'exploitation durable des ressources naturelles, à la conservation de la nature et à l'aménagement du territoire

SUMMARY
(Review scientific paper)

Landscape ecology : myth ou reality ?

Since 1980 an increase in the number of international conferences, publications and syntheses on landscape ecology would lead one to think that a new discipline were emerging in the broad field of ecology.

There are many definitions of the versatile term landscape. For artists or philosophers it implies a cultural reality. For geographers it is often confused with a spatial notion. These interpretations have diversified at the rate of geographical sectorization, to the point that the concept has been rejected by some, or judged hazy and ambiguous by others. Inversely, the development of ecology has lead some geographers to make efforts at integrating notions of ecosystems and landscape.

The German geographer TROLL first coined the term «Landscape Ecology» in 1939 and it's current use began in the nineteen fifties. It has since regrouped a number of orientations on an international scale. This is reflected by the development of different thought trends, the most traditional being the analysis of land use. A new movement among Anglo-Saxon ecologists is now gaining ground. It takes into account essentially the spatial dimension of human activity on spatial structuring and the functioning of ecological systems. This new approach equally emphasizes an organisation superior to the ecosystem, and intensitive ecocomplexes ; it stresses the notion of intersystem exchanges.

The analysis of the evolution in ecological ideas is based on the last 15 years of one team's research on heathlands, bocage, and wetlands. The analysis shows that all of the concepts put forth by landscape ecology — the objective of which is the elaboration of synthetic theory — were long ago already integrated by researchers interested in the functionning of ecosystems and the biology of population. The studies centering on vertebrates an even more convincing, whatever the level of observation and organisation analyzed.

In reality, the field's most significant contribution consists in pointing out functional spatial units, more or less directly dependant on human activities, as a pertinent level of organization. Landscape ecology does not, therefore, appear to be a new or unprecedented theory but more of an interesting fundamental approach. It is above all very operational and gives us a more meaningful view of the classical ecological approaches : problems concerning species management, the sustainable use of natural resources, nature conservation and development.

INTRODUCTION

Les disciplines scientifiques progressent par phases d'accélération entrecoupées de périodes plus ou moins longues de relative ou apparente stagnation. Relative car, pendant de telles périodes, des concepts naissent, des courants de pensée progressent, des théories s'étirent. C'est sur de telles bases que chaque discipline rassemble, organise des idées, formalise à un moment donné de nouvelles approches, de nouvelles théories, témoins privilégiés de l'avancement de la connaissance.

L'écologie n'échappe pas à cette loi générale : la plupart des concepts et des théories qui révolutionnent périodiquement cette discipline ne sont pris en compte que bien des années après leur formulation. BOURLIÈRE (1979) insiste beaucoup sur ces points ; il fait par exemple remarquer que c'est seulement en 1895, avec les travaux de FORBES en limnologie et de WARNING en géographie et en écologie végétale, que l'on a apprécié l'importance du concept de «communauté biologique» ou biocénose créé par MOBIUS en 1877. De même, il faudra attendre 1942 avec un article de LINDEMAN et 1953-1960 avec le livre-bible d'ODUM pour donner au concept d'écosystème, présenté par FORBES (1887) dans son «microcosme limnique» et formalisé par TANSLEY en 1935, toute sa valeur heuristique.

Les orientations données aux programmes internationaux sont significatives à cet égard. Ainsi, le Programme Biologique International (P.B.I.), en développant l'approche écosystémique, a donné force et puissance à ce concept. Il a permis des mises au point méthodologiques fructueuses et initié des études comparées de fonctionnement de systèmes écologi-

ques à travers le globe. Il semble néanmoins que les résultats escomptés dans les domaines de l'application et notamment de l'aménagement du territoire, de la gestion des ressources renouvelables et même de la conservation de la nature n'aient pas été tout à fait à la hauteur des espoirs nourris par les grands organismes financiers. C'est ce que rappelle GOLLEY (1987) en écrivant *«These projects provided fine descriptions of system behavior at the level of watershed, forest and field, and explained some of the processes underlying those behaviors. In my opinion, they were less successful in organizing ecology or in solving environmental problems»*.

En fait, à l'analyse, il semble bien que trois éléments essentiels, mais oubliés, aient restreint le bilan pourtant impressionnant du P.B.I. : la prise en compte de l'espace, du temps et de l'homme à travers ses activités et les changements qu'elles induisent. Sans doute est-ce pour cette raison que l'un des grands programmes internationaux porte actuellement le nom de *Man and Biosphere* (M.A.B.).

Ce nouvel intitulé est très révélateur d'une volonté d'utiliser les retombées des progrès réalisés en écologie pour aider à l'aménagement, au développement et à la gestion des ressources naturelles de la planète. La question que de nombreux écologistes ont pu se poser, à la suite de ces changements d'orientation des grands programmes internationaux, concerne les relations entre les deux grands courants de pensées initiateurs des progrès les plus récents en écologie : l'approche fonctionnelle à travers le concept d'écosystème d'une part, et l'approche population-communauté d'autre part (O'NEIL *et al.*, 1986). Ceux-ci pouvaient-ils réellement permettre le développement d'une écologie appliquée à la gestion des espèces et des espaces ? Il semble bien que les réponses à cette question ne soient pas entièrement positives. Peut-être est-ce l'origine de l'émergence d'une nouvelle approche qui s'impose maintenant avec force, et qui peut sembler nouvelle pour de nombreux écologistes : *l'écologie du paysage.*

S'il est vrai que toute nouvelle théorie, tout nouveau concept, ont bien souvent au départ un caractère dérangeant, dans la mesure où ils remettent en cause des faits qui paraissent bien établis, il semble que cette démarche, qui nous paraît prometteuse, irrite une partie de la communauté scientifique et fait déjà l'objet de mesures de rejet.

Dans un tel climat, il nous a semblé souhaitable de tenter de situer rapidement l'écologie du paysage dans son contexte actuel, d'analyser sommairement le pourquoi du malaise provoqué par l'association des deux mots *écologie* et *paysage*, de rappeler l'évolution des idées et de présenter les principaux courants scientifiques qui s'y rattachent. Pour étayer cette démonstration, nous exposerons le parcours d'une équipe de recherche dont l'objectif de départ consistait à étudier le fonctionnement de l'écosystème lande, puis de l'écosystème bocage. Les transformations des problématiques seront vues au travers des progrès conceptuels apportés par d'autres programmes. Nous espérons montrer, grâce à ces exemples, ce que peut apporter cette nouvelle approche en matière d'écologie tant fondamentale qu'appliquée.

1ère partie
CONTEXTE GÉNÉRAL

I — CRÉATION DU SYNTAGME «ÉCOLOGIE DU PAYSAGE»

De même que l'on doit à HAECKEL (1866, *in* DAJOZ, 1971) la création du terme d'écologie, c'est à un autre allemand, le biogéographe TROLL, que nous sommes redevables de l'association de ce terme à celui de paysage, en 1939, pour donner *l'écologie du paysage (Landschaftökologie, Landscape Ecology)* (*in* NAVEH et LIEBERMAN, 1984 ; *in* GOLLEY, 1987).

Si, pendant des années, notre pays a ignoré l'écologie du paysage, dans tous les pays de l'est et du nord de l'Europe, au contraire, son existence a été officialisée, au cours des trente dernières années plus particulièrement, par des enseignements spécifiques, ainsi que par des recherches conduites au sein de laboratoires ou de départements spécialisés comme le *Department of Landscape Ecology* du *Research Institute for Nature Management, Rykstinstituut voor Natuurbeheer*, en Hollande, la chaire de *Landscape Ecology* de l'*Institut de Géographie de l'Université de Munster*, voire d'instituts regroupant de très nombreux chercheurs (*Institute of Landscape Ecology*, en Tchécoslovaquie).

Depuis les années 1980, cette montée en puissance a connu son apogée avec plusieurs faits marquants, parmi lesquels :

— la création en 1982 d'une association internationale, *The International Association for Landscape Ecology (IALE)* ;

— l'organisation périodique depuis 1967 de symposiums internationaux sur l'écologie du paysage en Tchécoslovaquie et celle des premiers congrès internationaux de *Landscape Ecology* : en 1981 à Vedhoven aux Pays-Bas (Actes du Congrès édités par TJALLKINGII et DEVEER, 1981), en 1984 à Roskilde au Danemark (Actes du Congrès édités par BRANDTT et AGGER, 1984), en 1987 à Munster en Allemagne (organisé par SCHREIBER) ;

— la publication de trois ouvrages de synthèse sur ce sujet : NAVEH et LIEBERMAN (1984), PHIPPS et BERDOULAY (1985, ouvrage collectif) et FORMAN et GODRON 1986) ;

— la création de la revue internationale *Landscape Ecology* (S.P.B. Academic Publishing, 1987).

Ces faits sont éloquents : l'écologie du paysage existe, de nombreux chercheurs s'y intéressent, et elle est reconnue officiellement comme un domaine scientifique dans plusieurs pays.

II — ANALYSE DES PROBLÈMES LIÉS A L'UTILISATION DE CE SYNTAGME EN FRANCE

Pourquoi ce malaise apparent ? Pourquoi ces remous liés à l'association, qualifiée de malencontreuse par certains, entre *écologie* et *paysage* ? Ils nous semblent liés aux multiples acceptations du terme paysage, à son appropriation par différentes disciplines, et à la diversité des courants scientifiques qui en découlent.

1. *AMBIGUÏTÉ D'ORDRE SÉMANTIQUE*

Au sens usuel, le terme paysage fait appel aux domaines du subjectif, avec une prédominance de l'aspect visuel. Pour le Petit Larousse, c'est une *«étendue de pays qui présente une vue d'ensemble : admirer le paysage»*. Pour le Robert, c'est une *«partie d'un pays que la nature présente à un observateur»* ou, pour le Quillet, une *«étendue de pays que l'on embrasse d'un seul coup d'oeil»*. Le terme paysage relève aussi du domaine artistique. Il n'est pas inutile de rappeler que l'*Encyclopedia Universalis* ne développe que cet aspect, en précisant que le paysage constitue un chapitre extrêmement important, bien que discontinu, de l'histoire des arts figuratifs et de la littérature.

S'ajoute à ces acceptions classiques une dimension culturelle, qui rattache le paysage aux notions de régions et de sites. Dans le contexte actuel, il devient également un objet de consommation. Pour CLOAREC (1984) il s'agit de *«l'expression culturelle de la relation du sujet (individu ou groupe social) à l'espace qui l'environne»*. Selon BERTRAND (1978), le paysage est défini comme une interprétation sociale, à partir d'un système de production économique et culturel, d'un objet matériel qui existe indépendamment de l'observateur. Cet auteur a développé le sujet et traité de l'idéologie et de la dialectique du paysage dans un article intitulé «Le paysage entre la nature et la société». De plus, il faut noter qu'en France existe une École Nationale Supérieure du Paysage, dite École de Versailles, et que le statut des professionnels qui y sont formés pose un certain nombre de problèmes : DUBOST (1983) a analysé la diversité des situations dans un article intitulé «Les paysagistes et l'invention du paysage». La parution, fin 1984, de la revue trimestrielle «Paysage et Aménagement», lieu d'expression des différents courants, est significative de cette pluralité

L'État n'est pas absent du débat. CLOAREC (1984) remarque que le paysage devient un enjeu de société. Les pouvoirs publics, par la création de la Direction de l'Urbanisme et des Paysages (1978) et de la Mission du Paysage (1978), ou par le lancement en 1981 d'appels d'offre de recherche sur le sujet, jouent un rôle important dans l'évolution de l'utilisation de ce terme, et doivent contribuer à la redéfinition d'une politique du Paysage, absente actuellement de la législation française. L'organisation en 1984 des Assises Nationales du Paysage, ayant donné lieu à la publication d'un ouvrage collectif «Pour une politique du paysage» (1986) découle de cette volonté, ainsi que le projet de création d'un Institut Français du Paysage, soutenu par la Fédération Française du Paysage.

Les réflexions menées dans ce cadre sur les problématiques élargies «milieux-espaces-paysage-nature-environnement-société» se sont traduites par la publication de numéros spéciaux des *Annales de la Recherche Urbaine* (1983), ayant pour titre *«Des paysages»*, et de la revue *«Pour»* (1983), ayant pour titre *«Le paysage, une façon de vivre»*.

Aussi, lorsqu'apparaît le syntagme «écologie du paysage», l'association des deux mots paraît pour certains incongrue, «contre nature», dans la mesure où l'on confonte la froide réalité des faits scientifiques avec un terme au pouvoir évocateur faisant appel tant à l'imaginaire des individus qu'à des notions d'esthétique. Dans cette optique, WIEBER (1981) oppose d'ailleurs écologie et paysage, en précisant que le premier terme recouvre une discipline dont le statut scientifique est caractérisé par la cohérence des démarches et une bonne précision des objets alors que le terme paysage est loin d'être clairement défini. Pour cet auteur, *«l'écologie est devenue une discipline précise dont le champ d'action est assez nettement délimité, les thèmes conceptualisés clairement et les démarches codifiées. Elle s'appuie sur une masse de données assez assurées, rassemblées par divers spécialistes»*.

On comprend vite dès lors la difficulté pour des scientifiques d'intégrer ce terme polyvalent, recouvrant des valeurs difficilement quantifiables. En réalité, ces réticences sont en grande partie dues à des problèmes de vocabulaire et surtout de référentiel éducatif.

Selon PHIPPS et BERDOULAY (1985) *«si la notion de paysage a reçu des acceptations très diverses, elle est liée à une certaine façon pour l'homme de se représenter son environnement et de se situer par rapport à lui. Les arts ont très tôt exprimé ces changements de représentations et de relations spatiales (SCHMITHUSEN, 1973). La démarche scientifique a cherché aussi à en rendre compte, mais elle resta longtemps à la remorque des perceptions artistiques ou littéraires. Ce n'est qu'avec la science du XIXème siècle que la notion de paysage devient un point de mire important et qu'elle a cristallisé des recherches venant d'horizons très divers. Elle y a acquis une polysémie très accusée par laquelle elle se fait remarquer et d'ailleurs critiquer (SCHMITHUSEM, 1984 ; HARD, 1970 ; LACOSTE, 1977)»*.

2. *LES DIFFÉRENTES APPROCHES SCIENTIFIQUES FRANÇAISES*

Tout un ensemble de disciplines, allant des sciences humaines aux sciences de la vie, ont focalisé ces dernières années une partie de leurs recherches sur le paysage. Nous allons en résumer les principales orientations, sans aborder, nous le précisons, la problématique du paysage urbain.

Dans le secteur des sciences humaines, on a assisté récemment à un regain d'intérêt pour le champ d'investigation que recouvre le terme-paysage. En philosophie, cette réflexion porte simultanément sur l'histoire de l'idée de nature, et des relations entre l'homme et la nature. Au cours d'un colloque organisé en 1981, des philosophes et des théoriciens de l'esthétique se sont exprimés à propos de la *«mort du paysage»* (DAGOGNET, 1982). Dans le chapitre *«Visite»* de son livre *«Les cinq sens»*, SERRE (1985) a développé un point de vue tout en nuance sur la position du paysage dans le panorama des sciences de la vie et des sciences humaines (géographie, histoire, sociologie, anthropologie).

Par ailleurs, l'École des Hautes Études en Sciences Sociales a organisé, en 1984, un séminaire intitulé *«Interfaces de la connaissance du milieu naturel»*. Il a donné lieu à la publication d'un recueil de textes *«Milieux et paysages»* (CHATELIN et RIOU, 1986) qui apporte de multiples réflexions notamment de la part de géographes ouverts à l'ethnologie et à l'anthropologie. Pour CHATELIN (1986), le paysage est un lieu de *«rencontre des savoirs»*. Cette idée est confortée par les analyses historiques menées par PITTE (1983) dans son *«Histoire du paysage français»*. Cet auteur insiste sur le rôle majeur joué par la géographie dans l'analyse. Certains ruralistes, en particulier DION (1934, reédité 1981) dans son *«Essai sur la formation du paysage français»* ont su intégrer les données du milieu naturel aux données historiques, sociologiques, ethnologiques et juridiques pour aboutir à la connaissance concrète du terrain.

En géographie physique, de nombreux débats ont eu lieu autour de l'utilisation et du sens à donner au terme paysage, nourris en partie par l'émergence de l'écologie en tant que discipline scientifique et des préoccupations environnementalistes. CLOAREC (1984) note dans sa synthèse sur le *«paysage analysé»* que *«les géographes, pour lesquels le paysage reste l'objet fondateur de leur discipline, ont dans les dernières périodes renouvelé les modes d'approches qui étaient ceux des générations précédentes dans les travaux de géographie régio-*

nale ou de géographie humaine notamment. Il en va ainsi des travaux de G. BERTRAND (1975), R. BRUNET (1981) et R. CLAVAL (1974)».

Ces discussions, parfois animées, se sont traduites par des prises de position allant jusqu'à remettre en cause l'objet même du débat. Ainsi, PITTE (1983) souligne les positions de TRICART (1979) au sujet du paysage : *«son contenu est peu précis et, partant, la délimitation des aires d'extension des divers paysages est floue»*. BERTRAND (1982) renchérit en parlant de *«fourre-tout ambigu»*, mais, simultanément, il analyse les conditions réelles d'un *«dialogue privilégié»* entre la géographie et l'écologie et aborde les questions soulevées par la pluridisciplinarité. Un numéro de la revue Hérodote regroupe des contributions qui, associant géographie et écologie, apportent toutes à des titres divers des éléments pour clarifier cette notion de paysage (DOLLFUS, 1982 ; LACOSTE, 1982 ; TRICART, 1982 ; BERTRAND, 1982).

BERTRAND (1978, 1982), convaincu de la nécessité pour les géographes physiciens d'acquérir une *«pensée écosystémique»* et d'utiliser *«une méthode de complexité»*, propose l'utilisation du concept de *géosystème* créé par SOCHAVA en 1960 (*in* BEROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978), qui devient alors l'objet de la géographie physique. Il le redéfinit comme *«un concept territorial, une unité spatiale bien délimitée et analysée à une échelle donnée ; le géosystème est beaucoup plus large que l'écosystème qui devient ainsi une partie du système géographique naturel»*, son but étant d'intégrer à l'analyse géographique les aspects dynamiques et évolutifs. Le géosystème se distingue du paysage qui, selon cet auteur, *«est un produit social chargé d'histoire»* et il échappe donc à toute définition de type naturaliste. Dans cet esprit, et selon la méthode d'analyse intégrée des milieux naturels qu'il a mise au point, de nombreux travaux ont été menés par son équipe à Toulouse

Si la géographie, et en particulier la biogéographie qui ont pour fondement la préoccupation spatiale (TRICART, 1982), peuvent bénéficier des apports méthodologiques de l'écologie en particulier «systémique», il semble que les écologistes aient par contre à apprendre «l'espace». Curieusement, géographie et écologie, sciences souvent contestées, se retrouvent sur un objet de recherche lui-même controversé.

L'agronomie a également intégré le paysage dans ses préoccupations. DEFFONTAINES (1982), MOISAN (1982), et BENOIT (1982) proposent une lecture du paysage par une analyse descriptive de l'occupation du sol. Une autre voie a été prospectée par LIZET, ethnologue, et DERAVIGNAN, agronome, qui proposent une méthode relativement simple et accessible aux non-initiés dans un guide pratique de recherche intitulé *«Comprendre un paysage»* (1987). Ils combinent les approches naturalistes, écologiques et humanistes. Pour eux, le paysage constitue *«le miroir des relations anciennes et actuelles de l'homme avec la nature qui l'environne»*. L'observation, l'interprétation et la synthèse s'appliquent à un système qui fonctionne sur la base d'éléments complémentaires physiques et sociaux et ceci à l'échelle d'un pays.

Le C.E.M.A.G.R.E.F. (Centre National du Machinisme Agricole du Génie Rural des Eaux et des Forêts) a réalisé des études paysagères techniques. Les composantes visuelles constituent le fil conducteur de ses analyses et propositions. Les travaux portent essentiellement sur des problèmes d'aménagement en zone de montagne ou de forêt. Ce type de démarche a souvent été repris dans les études d'impacts (HOVASSE et PERELMAN, 1975).

Certains phytosociologues ont établi le dialogue avec les géographes en tentant de développer, par le biais de la symphytosociologie (GEHU, 1974, 1979), l'analyse scientifique du paysage sur une base biologique à l'aide de la végétation. La symphytosociologie, définie par BEGUIN *et al.* (1979) comme une phytosociologie globale, permet par l'étude de la végétation d'obtenir une *«expression synthétique»* des caractéristiques stationnelles ou régionales. L'objectif de la symphytosociologie est d'étudier, au sein d'unités spatiales données, les *«associations d'associations»*, ou *«sigmassociations»*, terme défini par GEHU (1977). Pour BEGUIN *et al.* (1979), *«l'espèce végétale, et mieux encore l'association végétale, sont considérées comme les meilleurs intégrateurs de tous les facteurs écologiques responsables de la répartition de la végétation et de la distribution des paysages»*. Cette méthode a été appliquée par plusieurs chercheurs (FOUCAULT, 1984 ; JULVE 1985a, 1985b) mais la liaison avec les écologistes préoccupés de populations animales pose des problèmes. ACOT (1988), dans son histoire de l'écologie, retrace l'évolution de la sociologie végétale et insiste sur les liens entre les développements de cette discipline et les orientations générales prises par l'écologie. Pour lui, *«l'essentiel n'est cependant pas la question d'un système universel de phytosociologie, c'est bien plutôt le rôle joué par la sociologie végétale dans la lente accession des écologues à une conception synthétique des communautés dans laquelle les interrelations complexes qui existent entre chacun de leurs éléments constituent un système structuré, qu'il convient d'évaluer»*. L'influence de la phytosociologie française (école de BRAUN-BLANQUET) est toujours très forte auprès des écologistes du paysage allemands (NAVEH et LIEBERMAN, 1984).

LONG (1974), dans son ouvrage *«Diagnostic écologique»*, a proposé une méthode plus adaptée à la prise en compte des dynamiques et du fonctionnement des systèmes écologiques. Dans un article intitulé *«Phytoécologie et aménagement rural»*, LONG (1985) souligne la nécessité d'appréhender les interactions entre systèmes écologiques, ce qui l'amène à définir des *«ensembles d'écosystèmes»*, qui recouvrent la notion de paysage telle qu'elle est utilisée dans d'autres pays.

En résumé, comme le constate NEURAY (1982), *«la littérature scientifique moderne offre de multiples définitions du paysage»*. Pour lui, un paysage objectif est un territoire dont l'observateur étudie les caractéristiques au moyen des méthodes propres à sa discipline et chaque chercheur définit «son paysage». Or, il apparaît qu'aucune science ne peut expliquer à elle seule un paysage. Celui-ci résulte d'interactions complexes et se présente comme un tout, c'est donc dans sa globalité qu'il faut l'appréhender.

C'est cette approche multiforme qu'il nous a paru opportun de présenter au moment où le Ministère de l'Environnement (Service de la Recherche, des Études et du Traitement de l'Information sur l'Environnement, Comité Écologie et Gestion du Patrimoine Naturel) lance des programmes de recherche sur l'écologie du paysage.

Sur cette base de réflexion, il est sûrement plus aisé, nous semble-t-il, d'envisager la place réelle que pourrait occuper l'écologie du paysage dans un domaine plus vaste : la science du paysage. Cette réflexion devrait elle-même être étayée par l'histoire de l'écologie, avec ses étapes théoriques et ses débats internes. Avant d'aborder ces questions, illustrées par des exemples de travaux menés en France, il semble intéressant de faire le point rapidement sur ce que recouvre la «Landscape Ecology» au plan international.

III — PANORAMA DES GRANDS COURANTS SCIENTIFIQUES INTERNATIONAUX

Selon les pays, les périodes et le poids relatif des diverses disciplines scientifiques impliquées, différents vocables ont été utilisés : étude de paysage, science du paysage, écologie du paysage.

Trois grands courants de pensée se dessinent :

— le plus traditionnel est fortement marqué par le biogéographe allemand TROLL, qui a utilisé dès 1939 ce terme pour replacer dans un contexte écologique les recherches qu'il conduisait sur l'évolution de l'espace à l'aide de photographies aériennes. TROLL a aussi traité en détail les questions d'ordre sémantique et épistémologique soulevées par l'utilisation du terme *landscape, Landschaft, paysage* (NAVEH et LIEBERMAN, 1984). Ce courant, porté par une majorité de géographes dans les pays de l'Est et par de nombreux chercheurs allemands et anglo-saxons, a permis le développement de tout un secteur aux retombées appliquées importantes, désigné sous le nom de *land-use*, auquel se rattache une partie des approches phytosociologiques ;

— le second, comprenant l'analyse des structures spatiales et de leur évolution pour appréhender le paysage dans sa globalité, aboutit en Union Soviétique à la notion de *géosystème* ;

— le troisième, beaucoup plus récent, regroupe une grande partie de ceux qui s'intéressent à la biologie des populations et découle de l'application ou de la remise en cause de la théorie de l'équilibre dynamique (Mac ARTHUR et WILSON, 1967) et fait école aux États-Unis, au Canada, en France et aux Pays-Bas.

1. *LES APPROCHES EUROPÉENNES*

L'approche des pays de l'Est est reconnue comme pionnière. PREOBRAZENSKY (1984), exposant les orientations de l'écologie du paysage en U.R.S.S., dresse un historique de l'émergence du concept de paysage (*Landshaftovedeniye*) et montre le rôle moteur joué par les géographes dans la formulation de la science du paysage, en relation étroite avec les problèmes de gestion des ressources naturelles. Dès les années soixante, un enseignement est mis en place, des laboratoires créés et le premier manuel publié (ISACHENKO, 1965, *in* PREOBRAZENSKY, 1984). A partir de 1965, le développement de ce secteur se fait sur une base interdisciplinaire et bénéficie des progrès théoriques des sciences en général, avec les approches systémiques, écologiques, historiques et appliquées. La première, tout en intégrant la dimension «fonctionnement» par l'étude des échanges de matière et d'énergie entre les composantes, se centre sur la mise au point de modèles permettant de comprendre la place occupée par un paysage naturel dans les systèmes géographiques. SOCHAVA (1960, *in* BEROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978) utilise le terme de géosystème qui désigne *«un système géographique naturel homogène lié à un territoire»*, alors que SUKACHEV et DYLIS (1964, *in* FORMAN et GODRON, 1986) proposent le concept de biogéocénose. Le développement de l'écologie du paysage en U.R.S.S. (510 publications sont enregistrées dans ce domaine de 1967 à 1984) est fortement empreint par la géographie et la biogéographie.

Dans les pays de l'Est, en particulier en Pologne et en Tchécoslovaquie, où sept symposiums internationaux ont été organisés depuis 1967, ce courant scientifique est reconnu. HYNEK (1982) et MICIAN (1982) constatent dans des articles de synthèse que la géographie a évolué de l'étude de phénomènes sectoriels tels que le climat, les formes de territoire, les eaux, les sols, la flore et la faune, à une prise en compte des interrelations entre ces phénomènes. Ainsi, l'approche systémique permet d'aborder le fonctionnement et la gestion des paysages qui deviennent des objets complexes d'étude. La dimension «perception», qui intègre les aspects physionomiques et leur réception par les sens, est aussi présente (BARTKOWSKI, 1984). Pour lui, l'écologie du paysage n'est pas une nouvelle discipline mais correspond à la dénomination *«d'un problème interdisciplinaire à résoudre»*. Il propose comme concept unificateur *«le paradigme écologie»* et insiste sur le rôle que celui-ci peut jouer dans les réponses de la science aux demandes sociales. CMAK (1982, 1984) défend la notion *«d'espaces biologiquement actifs»* qui met en avant les aspects dynamiques, afin de lever les ambiguïtés qui découlent de l'utilisation des termes écologie et paysage.

En Allemagne, NAVEH et LIEBERMAN (1984) soulignent la multiplicité des réflexions et méthodologies développées dans différents instituts et universités par SCHMITHÜSEN, BUCHWALD, LANGER, LESER et SCHREIBER. La démarche est biogéographique et s'appuie sur les liaisons établies entre l'approche spatio-chronologique des géographes et l'approche fonctionnelle et structurelle des écologistes. Les physiosociologues et les géobotanistes investissent ce champ de recherche. Dès 1965, TUXEN (in NAVEH et LIEBERMAN, 1984) anime une école de pensée, et utilise comme outil la cartographie pour rendre compte des mosaïques de paysage tout en intégrant les degrés d'artificialisation. De même NEEF (in SCHREIBER, 1984), combinant les approches fondamentales et appliquées, prône l'utilisation de l'écologie du paysage à large échelle dans les programmes de planification. Il se base sur le postulat suivant : chaque territoire représente un potentiel économique défini, dont l'examen par des méthodes adaptées permet l'évaluation de l'utilisation possible des unités. Pour NEEF (1982, *in* NAVEH et LIEBERMAN, 1984) *«l'écologie du paysage pourrait devenir une des sciences synthétiques du futur capable d'intégrer beaucoup de découvertes analytiques dans un objectif globalisant d'intérêt général»*.

Bien que NAVEH enseigne en Israel et LIEBERMAN aux Etats-Unis, il nous paraît intéressant d'exposer leurs positions en aval des courants scientifiques allemands et soviétiques, la filiation semblant claire. Ces auteurs ont publié en 1984 un ouvrage de synthèse intégrant une dimension philosophique, intitulé *«Landscape Ecology. Theory and Application»*. Ils précisent que l'écologie du paysage est une science interdisciplinaire qui permet de mettre en oeuvre les théories scientifiques suivantes : la théorie générale des systèmes, la biocybernétique, l'écosystémologie. Leurs propos s'appuient sur de nombreux exemples concrets, avec des développements méthodologiques. Ils utilisent le concept d'holon, basé sur l'analyse de l'organisation hiérarchisée de la nature. Ce nouveau concept a une grande valeur épistémologique, car il établit des liens entre le courant réductionniste et la démarche holistique ; ces modes de pensée fondamentalement opposés peuvent ainsi fusionner. Face à l'impossibilité d'aborder une étude réellement globale, les objets de recherche correspondent à des structures intermédiaires qui ont des caractéristiques propres et des interrelations. Les écosystèmes et les paysages doivent être envisagés dans cet esprit. Le paysage correspond à une entité totale, spatiale et visuelle de l'espace humanisé comprenant l'intégration fonctionnelle et structurelle de la biosphère, de la technosphère et de la géosphère, avec l'écotope comme plus petite unité et l'écosphère comme plus grande. Pour NAVEH (1984), cette nécessaire approche, combinant théories et dis-

ciplines diverses, permettra d'aménager le territoire de manière fonctionnelle et intégrée.

Simultanément, aux Pays-Bas, où existe une importante société d'écologie du paysage, se développe une approche de type écologique. Dans la mesure où les paysages subissent des changements rapides et importants, la problématique est orientée vers les questions d'utilisation du territoire et de conservation, de préservation d'espèces végétales et animales. Elle est aussi influencée par les travaux menés dans les zones tropicales et subtropicales, qui impliquent souvent d'adopter une démarche holistique. Selon NAVEH et LIEBERMAN (1984), ZONNEVELD (1982) a clarifié les idées en proposant que l'écologie du paysage soit un volet majeur de la *«land(scape) science»* appartenant à la géographie tout en intégrant les sciences biologiques. Elle recouvre aussi un mode de pensée holistique.

Selon ces mêmes auteurs, les bases théoriques et pratiques pour la gestion écologique des réserves et des paysages ont été émises dans les années soixante dix par VAN LEEUWEN, WESTHOFF et VAN DER MAAREL. Ce dernier a établi un modèle général écologique (General Ecological Model, G.E.M.) appliqué aux Pays-Bas avec, comme composantes de l'écosystème, l'environnement naturel et la société. VAN DER PLOEG et BRAAT ont proposé en 1982 un modèle à compartiments, qui intègre les influences des activités humaines, les relations entre systèmes socioéconomiques et naturels : le *Dutch Integrated Environmental Model*. Un autre type d'approche, plus agronomique et environnementaliste, a été développé par VINK (1983) dans un ouvrage intitulé *«Landscape ecology and land-use»*.

En parallèle, TEN HOUTE DE LANGE (1984) s'intéresse en priorité à la signification de la structure spatiale des paysages pour les communautés animales et, par ce biais, à la taille des écotopes, leur isolement et l'hétérogénéité spatiale. Il insiste sur la nécessité d'étudier sur la manière dont les distances entre les écotopes affectent la distribution des espèces animales ainsi que sur les structures qui jouent le rôle de barrière à la dispersion et ceci à différentes échelles.

OPDAM (1984) s'est penché sur les problèmes soulevés par le choix de l'échelle d'analyse. En effet, les patrons de distribution de la faune, de la flore et des caractéristiques abiotiques concordent rarement. De plus, les diverses composantes de l'écotope sont examinées séparément et leurs combinaisons ultérieures virtuellement impossibles. Il suggère qu'au plan méthodologique ces contradictions soient prises en compte dès le départ. En 1987, cet auteur, abordant le problème du devenir des petites populations animales isolées qui dépendent d'habitats relictuels, soulève les questions de structure des populations (métapopulations) en fonction des structures de l'espace (l'hétérogénéité spatiale). Il tient compte des probabilités d'extinction des populations selon divers paramètres (fluctuations stochastiques et environnementales, caractéristiques écologiques et éthologiques des espèces, structure de l'espace). Il constate qu'un isolement modéré peut conduire à une augmentation de la diversité génétique dans la métapopulation et, en fonction de la qualité des habitats, à l'étalement des risques d'extinction locale, les fluctuations de populations étant modulées par les modifications du contexte prédateurs-parasites et les interactions entre populations d'habitats optimums et marginaux. Il conclut que, pour chaque espèce, il existe une hétérogénéité optimale du paysage qui contrebalance les aspects positifs et négatifs de la fragmentation.

Par ailleurs, VAN SELM (1987 a et b) propose un nouveau concept, *«l'infrastructure écologique»*, applicable à la conception de réseaux d'habitats, ceci dans une optique d'aménagement pratique du paysage et de restauration des potentialités biologiques. Il présente une méthode permettant la conception de structures écologiques interconnectées en utilisant les données autoécologiques de certaines espèces choisies. Chaque espèce cible a ses propres besoins environnementaux et, à partir de critères explicites, un réseau d'habitats peut être bâti qu'il appelle «infrastructure écologique *sensu stricto*». Le regroupement d'espèces ayant des caractéristiques différentes mais comparables permet de construire une «infrastructure écologique *sensu lato*» pour un espace donné, à l'échelle souhaitée. Des applications ont été expérimentées par l'auteur dans des zones humides

Par ailleurs, VAN AMSTEL et SCHOORL (1987), dans des territoires agricoles, ont dressé des cartes de zones à améliorer pour les douze espèces les plus menacées, en tenant compte des caractéristiques du sol, de la végétation, de la distribution historique et actuelle des espèces choisies tout en analysant *«la structure écologique»* totale (zones de nourrissage, de repos, de reproduction)

En Belgique et en Angleterre, les démarches sont liées aux problèmes d'aménagement. NEURAY, de la Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux, a publié en 1982 : *«Des paysages — Pour qui ? Pourquoi ? Comment ?»*. Il a pris position pour une approche culturelle et historique, l'analyse se faisant à partir de critères essentiellement visuels. En Angleterre, de nombreux travaux ont été menés dans une optique de suivi de l'évolution de l'occupation de l'espace, afin d'intervenir dans la planification du territoire, mais plus orientés vers la perception et l'esthétique. BARR *et al.* (1986) de l'*Institute of Terrestrial Ecology* ont comparé les superficies occupées par l'agriculture, les forêts, les haies, les secteurs urbanisés et les zones de loisirs entre 1978 et 1984, Ils affinent les données et prévoient un suivi qualitatif et quantitatif dans le temps.

2. *LES APPROCHES AMÉRICAINES*

Aux États-Unis, l'écologie du paysage (Landscape Ecology) est actuellement nettement influencée par l'approche écologique. Une revue historique de l'évolution de l'utilisation et des modes d'approche du paysage dans ce pays a été réalisée par NAVEH et LIEBERMAN (1984), qui montrent le rôle joué respectivement par EGLER, DANSEREAU, et ODUM, par le biais de disciplines telles que l'écologie végétale, la biogéographie, l'écologie. De même, selon VINK (1983), Mac HARG, dans les années soixante, a ouvert certaines pistes de réflexion méthodologique avec un point de vue de paysagiste (architecte du paysage).

Les orientations et perspectives de ce domaine scientifique ont fait l'objet, à l'initiative de la National Science Foundation, d'un séminaire en avril 1983. RISSER *et al.* (1984) ont synthétisé les résultats de cette réflexion menée par des écologistes et des géographes dans un document intitulé : *«Landscape ecology. Directions and approaches»*. Ils précisent que cette perspective paysagère en écologie n'est pas nouvelle. On en trouve des éléments dans des écrits en écologie et en histoire naturelle. Elle est présente dans des travaux sur l'aménagement du territoire, en économie géographique et en anthropologie culturelle, bien que jamais le terme *«landscape ecology»* n'apparaisse. Cependant, les idées et concepts étaient dispersés d'où la nécessité de les formaliser tout en tenant compte du contexte particulier, à la fois théorique, avec notamment les problèmes liés à l'extension de la théorie de biogéographie insulaire (Mac ARTHUR et WILSON, 1867) en milieu terrestre continental, et pragmatique, avec le besoin d'intégrer les activités humaines dans le cadre de la gestion des espaces et des ressources. L'énoncé des lignes directrices suivantes clarifient le champ d'investigation : *«Landscape ecology focuses explicitly upon spatial pattern. Specifically, landscape ecology considers the development and*

dynamics of spatial heterogeneity, spatial and temporal interactions and exchanges accross heterogeneous landscapes, influences of spatial heterogeneity on biotic and abiotic processes, and management of spatial heterogeneity». (RISSER *et al.*, 1984).

Selon ces auteurs, les processus écologiques variant dans leurs amplitudes et leurs effets, la définition opérationnelle des éléments du paysage se fait arbitrairement en utilisant des filtres «spatiaux» de taille spécifique déterminée par les objectifs précis de l'étude. Ce découpage spatial implique de se focaliser sur les phénomènes d'échange, de transfert de flux. Les dynamiques engendrées par ces redistributions entre les éléments du paysage ont été jusqu'à présent largement ignorées par les écologistes qui s'intéressaient à des écosystèmes définis comme homogènes. Cette lacune doit être comblée afin de pouvoir tester et perfectionner des modèles dont les applications deviennent de plus en plus urgentes avec les restructurations actuelles du territoire.

RISSER *et al.* (1984) estiment qu'au stade actuel de la réflexion (1984), l'écologie du paysage n'apparaît pas encore comme une discipline à part entière ; il ne s'agit pas non plus d'une branche de l'écologie mais plutôt d'un champ interdisciplinaire qui permet d'allier les méthodes et théories d'étude des processus naturels et humains. Pour tester le potentiel que représente l'approche «écologie du paysage», ils examinent une série de problèmes fondamentaux ayant trait au développement, au maintien et aux effets de l'hétérogénéité temporelle et spatiale, qui sont les suivants :

— les relations entre hétérogénéité et flux d'organismes, de matière, d'énergie, à partir du constat qu'un grand nombre d'espèces animales utilisent différents écosystèmes pour accomplir leur cycle (zones de reproduction, d'élevage, de repos, de nourrissage),

— la connaissance des processus formateurs à la fois historiques et actuels des modèles de paysages observés, ces modèles pouvant être classés comme conservateurs, en expansion, de résistance et liés aux dynamiques des perturbations ponctuelles ou chroniques,

— les relations entre l'étude des perturbations et l'hétérogénéité du paysage ; plus la mosaïque est complexe, plus l'impact des perturbations sur une même espèce peut être modulée et plus les possibilités de recolonisation par migration, suite à des extinctions locales, se trouvent multipliées,

— la gestion des ressources naturelles qui se fait généralement de manière empirique dans le domaine de la sylviculture, de l'agriculture, de la chasse, des loisirs.

Ce travail de clarification des idées s'est concrétisé par la publication en 1986 d'un ouvrage de synthèse à caractère pédagogique «*Landscape ecology*», par FORMAN et GODRON. Les apports fondamentaux de ces auteurs méritent d'être soulignés. Ils ont formalisé le concept d'écologie du paysage et mis en évidence les liens avec les théories écologiques au travers d'un certain nombre de publications (1981-1983). Ils ont proposé dès 1981 une définition : «*a landscape is a kilometers-wide area where a cluster of interacting stands or ecosystems is repeated in similar form*». Pour eux, les paysages, comme les unités écologiques caractérisées, par une structure et une fonction, sont composés de taches dans une matrice. Ces taches diffèrent fondamentalement dans leurs origines et leurs dynamiques ; la taille, la forme, et la configuration spatiale jouent aussi un rôle important. Les corridors qui peuvent être de différents types, isolés ou en réseaux, constituent des caractéristiques structurelles majeures des paysages. A partir de ces idées, un certain nombre de travaux se sont développés en particulier sur le bocage, l'accent étant mis sur l'acquisition de données quantitatives et la mise au point de méthodes fondées sur la théorie de l'information pour l'analyse des systèmes. Actuellement, FORMAN (1987) se penche sur le problème de la forme des lisières des taches en relation avec les modèles de flux d'espèces, d'énergie, de matière et les mécanismes d'évolution des formes.

Au Canada, FORMAN et GODRON (1986) ont noté les apports significatifs de HILLS, dès 1960, au sujet du paysage régional, de la classification et de la planification. Il faut aussi signaler les apports théoriques et pratiques de DANSEREAU (1957, 1966, 1977, 1980, *in* NAVEH et LIEBERMAN, 1984), qui présente un nouveau système de classification de l'utilisation des sols, basé sur une analyse globale des processus, en utilisant un modèle à trois dimensions. Plus récemment, PHIPPS et MERRIAM, séparément, ont prospecté des voies différentes.

PHIPPS (1984), avec une approches de géographe, teste l'application des concepts d'ordre, d'organisation, combinés avec ceux de diversité, complexité et stabilité. Pour lui, les questions principales sont les suivantes : comment l'organisation émerge-t-elle dans un système ? Comment celui-ci gagne-t-il ou perd-t-il de l'organisation ou comment la modifie-t-il ? Il analyse les facteurs qui génèrent et contrôlent les processus écologiques (predictor) et les composantes qui sont produites ou affectées par ces processus, les rapports entre ces deux paramètres étant exprimés par une matrice de probabilité qui comporte les mesures d'entropie (diversité des composantes des paysages) et de néguentropie. Ces travaux portent sur des systèmes de production en milieu rural et périurbain avec pour objectif la définition des unités de territoire en fonction de leur potentialité à être utilisés par les différents systèmes. Par ailleurs, BERDOULAY et PHIPPS (1985) ont, dans un recueil de textes, fait se confronter «*les approches relevant de disciplines différentes : géographie, écologie, agronomie, architecture du paysage, aménagement régional*».

MERRIAM (1984), par contre, a focalisé ses travaux sur les relations entre l'hétérogénéité du paysage qui se traduit par une distribution des habitats en taches et les caractéristiques démographiques et génétiques de populations animales. Il a étudié dans une zone boisée proche d'Ottawa la dynamique spatio-temporelle de sous-populations du campagnol *Peromyscus leucopus* et du chipmunk *Tamias striatus* en termes d'extinction-recolonisation. Il met en évidence le rôle majeur joué par les éléments du paysage (haies) qui facilitent les mouvements et fonctionnent comme des corridors. Le concept de connectivité correspond à une mesure biologique (démographie de populations) de l'interconnection d'éléments écologiques fonctionnellement liés d'une mosaïque. La connectivité dépend des caractéristiques environnementales, du comportement des espèces, facteur de stabilité des populations localisées dans les taches, et de l'ensemble du paysage qui joue un rôle moteur dans l'abondance, les fluctuations et probablement l'extinction de populations animales. Ces liens établis entre la recherche écologique et la prise en compte du paysage avec les dynamiques spatio-temporelles des mosaïques permettent de redéfinir les notions fondamentales telles que population, habitat, écosystème dans un cadre plus fonctionnel.

En Australie, les caractéristiques géographiques et humaines, ainsi que le besoin de disposer d'une information globale débouchant sur les orientations de la planification, ont conduit les chercheurs à développer l'interdisciplinarité. Le *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization* (C.S.I.R.O.) a adopté à grande échelle l'approche «écologie du paysage» de manière holistique pour le suivi et l'évaluation des terres (CHRISTIAN, 1958 ; CHRISTIAN et STEWART, 1968, *in* NAVEH et LEBERMAN, 1984).

Ce rapide survol des orientations internationales met en évidence la diversité des tendances. Schématiquement, comme le soulignent FORMAN et GODRON (1986), l'écologie du paysage aux Etats-Unis est fortement influencée par l'écologie, en Union Soviétique par la biologie et la géographie, et en Europe par les courants scientifiques très diversifiés concernés par la gestion de l'environnement (géographie,

écologie, architecture paysagère, foresterie, planification). Cette apparente dispersion peut ouvrir de nouvelles perspectives si un réel effort de définition des concepts et de mise au point méthodologique est consenti par l'ensemble de partenaires.

2ème partie

ÉCOLOGIE DU PAYSAGE OU ÉVOLUTION DES CONCEPTS EN ÉCOLOGIE ? CHRONIQUE D'UNE ÉQUIPE DE RECHERCHE

Au cours des quinze dernières années, l'ensemble des recherches entreprises sur le fonctionnement de complexes de systèmes écologiques, soit au sein du Groupe d'Etudes des Landes Armoricaines (G.E.L.A.), de l'Equipe de Recherche Associée (E.R.A.) «Ecologie des Landes», ou de l'U.A. 0696 (LEFEUVRE, 1980), soit dans le cadre d'actions concertées de recherche sur le bocage (LEFEUVRE *et al.*, 1976 ; BRUNEL *et al* , 1980), sur les marais de l'Ouest (LEFEUVRE *et al.*, 1984), ou sur la baie du Mont Saint-Michel, nous a contraint à relativiser bien des dogmes, à remettre en cause des concepts établis, à réfléchir à des approches différentes de celles trop souvent imposées par la mode ou l'engouement passager pour une théorie. Ce cheminement nous a conduit insensiblement à faire nôtres des idées parfois anciennes sur les notions d'espace hétérogène, d'échanges intersystèmes, d'environnement «changeant», de propriété des écotones, etc., autant de thèmes qui sont pris en compte actuellement par l'écologie du paysage. Il nous a semblé intéressant d'analyser pourquoi et comment nous nous sommes démarqués de certaines approches classiques concernant le fonctionnement des écosystèmes, et de montrer l'intérêt que nous avons trouvé à une approche du type «écologie du paysage», non seulement dans le cadre de l'écologie théorique, mais aussi dans celui de l'écologie appliquée. N'est-ce pas le meilleur moyen de répondre aux questions posées : l'écologie du paysage existe-t-elle réellement ? Avons-nous sans le savoir, depuis près de 20 ans, participé au développement d'une discipline nouvelle ou d'une branche de l'écologie ? Qu'apporte une telle approche à une écologie «dite» traditionnelle ?

I — HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE

«Mais bien qu'il soit évident et même banal de remarquer que la surface de la terre et les régions voisines — c'est-à-dire la biosphère —sont hétérogènes, les conséquences de cette hétérogénéité sont considérables et pas tellement évidentes».

(KLOPFER, 1972)

1. *DE L'HOMOGÉNÉITÉ À L'HÉTÉROGÉNÉITÉ*

Le premier grand problème que nous avons rencontré concerne l'espace, sa structure, son organisation. Au départ, toute notre problématique s'est située dans le cadre étroit de la notion d'écosystème telle qu'elle a prévalu jusqu'à une période récente. C'est celle de *«biocénose homogène se développant dans un environnement homogène»* pour reprendre une définition de DUVIGNEAUX (1980) inspirée en partie par celle de SOUKATCHEV (1954, *in* GUINOCHET, 1973) désignant sous le nom de biogéocénose *«tout espace de la surface terrestre où, sur une certaine étendue, restent uniformes la biocénose, ainsi que les parties de l'atmosphère, de la lithosphère, de l'hydrosphère et de la pédosphère qui lui correspondent, et, par conséquent, reste aussi uniforme l'interaction de toutes ces parties qui, s'interdéterminant, forment un complexe unique»*. Pour lui, les limites de la biogéocénose sont généralement déterminées par celles de la phytocénose. Ainsi définie, la biogéocénose est exactement la même entité que l'écosystème défini par TANSLEY (1935).

Cette notion d'espace homogène hé à l'écosystème fut largement diffusée dans des ouvrages destinés à la fois à des géographes, comme le Dictionnaire de la Géographie (GEORGE, 1974), et à des écologistes (DAJOZ, 1971 ; RAMADE, 1974).

BOURLIÈRE et LAMOTTE (1978), dans leur ouvrage consacré aux écosystèmes terrestres, faisaient aussi référence à cette notion d'homogénéité : *«l'écosystème peut s'étendre sur de vastes surfaces, comme une forêt ou une savane et être par suite difficile à délimiter, mais il présente alors une structure répétitive dans l'espace et peut ainsi à une certaine échelle être considéré comme homogène. La fraction végétale du peuplement — la phytocénose — permet d'avoir une première idée de son homogénéité. Les botanistes ont été ainsi les premiers à établir les règles qui permettent de délimiter et de définir des groupements homogènes que sont pour eux les associations végétales»*. Il ne fait aucun doute que la phytosociologie a fait progresser considérablement l'écologie et nous estimons que dans une certaine mesure elle est à l'origine du développement de cette discipline en France. Comme l'ont souligné de très nombreux auteurs, les espèces végétales et leurs associations peuvent apparaître comme de véritables intégrateurs des conditions, mésologiques, notamment climatiques et édaphiques, constituant de ce fait des descripteurs précieux de la biosphère. Dès lors, on conçoit que les associations végétales aient souvent été considérées comme les outils les plus pertinents pour visualiser l'espace occupé par les écosystèmes et servir de base à une cartographie dite écologique.

Il nous semble utile de reprendre ici certaines définitions qui présentent les concepts et démarches des phytoécologues et précisent ce qu'ils entendent par homogénéité. D'après LEMEE (1978), les expressions de «communautés végétales» ou «groupements végétaux» désignent tout ensemble de végétaux réunis sur une même surface où ils présentent une certaine uniformité vis-à-vis des critères adoptés pour les distinguer. Ces critères sont :

— d'ordre physionomique et conduisent à la notion de formation définie par GRISEBACH en 1880 comme *«tout groupement présentant une physionomie homogène et constante due à la dominance d'une ou plusieurs espèces sociales, soit d'espèces ayant un caractère biologique commun»*,

— d'ordre floristique et permettent alors de définir les associations végétales, objet de la phytosociologie.

Pour LEMEE, la documentation de base est constituée par l'établissement de listes ou relevés des espèces présentes sur des surfaces floristiquement homogènes. GUINOCHET (1973) entend par surface floristiquement homogène *«une surface n'offrant pas des écarts de composition floristique appréciables entre ses différentes parties, ce qui n'a rien à voir avec la distribution des individus par lesquels les espèces y sont représentées. Cela signifie simplement qu'une combinaison originale d'espèces — nous disons d'espèces et non d'individus — se répète semblablement, aux fluctuations aléatoires inévitables près, sur cette surface»*.

Une telle approche a entraîné une véritable hégémonie de la phytoécologie dans la mesure où, pendant très longtemps, les peuplements animaux n'ont été étudiés que par référence aux espaces «homogènes» définis par les méthodes classiques de cette science (formations et associations végétales), confortées par des techniques telles que la photointerprétation

puis la télédétection. Elle a de ce fait, ainsi que nous le verrons plus loin, imposé des plans d'échantillonnage (tel l'échantillonnage au hasard) et même orienté le traitement des données dans des voies qui n'étaient pas obligatoirement les plus pertinentes pour développer l'étude de la dynamique des populations et des peuplements ou une nouvelle approche écosystémique

Il n'est nullement dans nos intentions de faire le procès d'une spécialité, surtout après ce que nous avons dit plus haut, mais nous sommes intimement persuadés que pendant longtemps il y a eu «confusion de genre». En effet, nous pensons que les méthodes classiques mises au point par les phytoécologues restent et resteront un outil précieux, indispensable pour décrire l'espace dans sa diversité, sa complexité, son hétérogénéité. Mais, en aucun cas, identifier une portion d'espace dite «homogène» n'autorise à tirer des conclusions quant aux fonctionnements des systèmes écologiques qu'elle supporte, ni, *a fortiori*, à considérer qu'il s'agit d'un écosystème.

2. *LE CAS DES LANDES : HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE INTERSYSTÈME*

2.1. Hétérogénéité spatiale «instantanée»

Cependant, c'est sur la base de cette liaison entre espace homogène et écosystème qu'ont été développees, comme c'était normal à l'époque, les recherches portant sur le fonctionnement de l'écosystème lande. Ce type d'approche a soulevé de si nombreuses questions que nous avons commencé à faire nôtres les inquiétudes de BLANDIN *et al.* (1976) concernant la définition même du concept d'écosystème, qui les conduisaient à écrire : *«Face à ce concept d'apparence soluble et largement vulgarisé, les chercheurs qui ont eu l'occasion de participer à des recherches synécologiques ressentent un certain malaise. Ils perçoivent en effet une certaine inadéquation entre la notion d'écosystème telle qu'elle est généralement comprise et les réalités qu'elle est sensée recouvrir. Les écosystèmes, en effet, ne sont pas nécessairement des individus clairement perceptibles, aisément délimitables dans l'espace».*

Paradoxalement, la première «gêne» a été ressentie par les phytoécologues de l'équipe, TOUFFET (1980) soulignant : *«la pauvreté spécifique et le faible pourcentage d'espèces caractéristiques rendent difficile la différenciation des unités phytosociologiques, (...) aussi avons-nous été amenés à utiliser des méthodes mathématiques (analyse des correspondances, classification automatique, information mutuelle) qui prennent en compte l'abondance-dominance pour différencier certains groupements»*, et ceci à partir d'une analyse portant sur 425 relevés effectués par GLOAGUEN (1977). De plus, selon TOUFFET (1980), *«pour la plupart des associations reconnues existent plusieurs variantes qui peuvent avoir, suivant les auteurs, soit rang de sous-association, soit rang de faciès ; elles témoignent soit de stades dynamiques, soit de variations écologiques. Nous les retiendrons quel que soit leur statut, car ces unités de végétation correspondent bien à des groupements concrets, facilement repérables sur le terrain et relativement homogènes des points de vue physionomique, floristique et écologique».*

On aurait pu penser que la lande du Cap Fréhel, dominée comme toutes les formations de ce type par quelques espèces d'ajoncs et de bruyères, ce qui la différencie aisément des formations voisines, se révélerait homogène : ce fut loin d'être le cas, puisque seize unités de végétation la composent Cette notion de lande homogène s'est vite estompée au fur et à mesure de l'extension de nos prospections. CLEMENT (1978) allant jusqu'à distinguer vingt quatre unités de végétation dans la lande des Monts d'Arrée. Cette hétérogénéité fondamentale, compliquée à l'échelon du massif armoricain par des divisions biogéographiques marquées, entre autres, par des substitutions d'espèces (*Ulex minor* à l'est, *Ulex gallii* à l'ouest par exemple), a suscité des réflexions, notamment sur l'organisation spatiale de ces unités et sur leurs relations. Reprenant en partie les travaux de DES ABBAYES (*in* CORILLION, 1971) qui, suivant l'état d'humidité du sol, distinguait trois types de landes (xéro-, méso-, hygrophile), définis par la dominance ou l'exclusivité d'une espèce de bruyère, TOUFFET, GLOAGUEN, et CLEMENT ont pu montrer, grâce à la méthode des transects inspirée de PARKER et de LONG, qu'il existe effectivement une véritable organisation de ces unités, en fonction des profils topographiques, de l'épaisseur et de l'humidité des sols (TOUFFET, 1980).

C'est cette «photographie» de l'espace, de son hétérogénéité et de son organisaton, obtenue, il faut le reconnaître, par l'utilisation des méthodes classiques de la phytoécologie, donnant lieu à des représentations cartographiques plus ou moins traditionnelles, associées à des descriptions de transects, que nous désignons sous le nom d'*hétérogénéité spatiale instantanée*

La référence aux notions de *catena* pour les sols et de *continuum* pour la végétation nous a permis de mieux cerner l'espace «lande» en termes d'hétérogénéité, mais il a surtout attiré notre attention sur les possibilités d'interactions entre les éléments d'une séquence topographique. Ce faisant, nous avons été amenés à dépasser le stade de l'analyse traditionnelle du fonctionnement d'un écosystème occupant un biotope «homogène» en appréhendant un peu mieux, même à cette échelle, l'idée de complexes de systèmes écologiques interactifs formant non pas la lande bretonne, mais les landes bretonnes. Dès cette époque, BARNAUD *et al.* (1980) montraient d'ailleurs que l'analyse de la répartition spatio-temporelle de différents groupes d'arthropodes fournissait une image plus complexe de l'hétérogénéité spatiale que celle exprimée par les unités de végétation. GUÉGUEN (1976), GUEGUEN *et al.* (1977, 1980) confirmaient ce fait chez les Orthoptères en soulignant à travers l'analyse de la distribution des individus adultes dans différents types de landes, qu'il n'y avait pas toujours coïncidence entre celle-ci et celle des espèces végétales

De tels constats remettaient fortement en cause la notion d'échantillonnage aléatoire pratiquée alors par de nombreux chercheurs qui étudiaient des populations ou même des peuplements animaux dans des zones dites homogènes, donc caractérisées par une seule et même association végétale. Par la suite, la plupart des recherches entreprises par l'U.A. 696 «Ecologie des landes», tant sur des arthropodes que sur des vertébrés, ont confirmé l'importance de la prise en compte de cette hétérogénéité spatiale pour aborder les problèmes de dynamique de populations et de peuplements.

Mais l'analyse de l'hétérogénéité spatiale «instantanée», révélée par la végétation, doit être projetée dans le temps si l'on veut aborder réellement tous les problèmes. En effet, toutes les recherches évoquées ci-dessus ont montré, année par année, une certaine instabilité des «schémas d'organisation» des espaces étudiés.

2.2. Hétérogénéité spatio-temporelle

WATT, dès 1947, a insisté sur le fait qu'individus ou communautés évoluent obligatoirement au cours du temps,

en distinguant notamment deux phases : l'une dite «de construction», liée à la croissance des individus, et l'autre «de dégradation», dépendant de la sénescence des organismes et entraînant des disparitions de tout ou partie des individus sous l'effet des champignons, des bactéries, des insectes, etc., ou d'agents physiques. Ces phénomènes sont sources d'une micro- ou d'une macrohétérogénéité changeant dans l'espace et dans le temps.

Une telle évolution «naturelle» peut être accélérée ou modifiée considérablement par différents types d'activités humaines. Nous savons en effet, à la suite des travaux de ROZE (1986), de FORGEARD (1987) et de CLEMENT (1987), que l'homme est à l'origine de la formation de la majeure partie des landes bretonnes et de la diversité biocénotique des différents systèmes de landes. Pour CLEMENT (1987), les perturbations périodiques entretiennent et régénèrent les landes, les communautés apparentées (landes herbeuses, landes tourbeuses) et dépendantes (pelouses et tourbières) ; la combinaison des deux niveaux d'intégration (individu et population) détermine la structure de la communauté et explique la coexistence des espèces dans un lieu donné à une date déterminée. Ce sont donc les variations observées dans l'ajustement des populations et la plasticité phénotypique des individus qui prendent compte du changement d'état au cours du temps. Les perturbations apparemment mineures (fauchaison, pâturage extensif) sont des facteurs primordiaux du changement : elles favorisent ou accélèrent le processus dynamique en étant à l'origine des niches de régénération. Quant aux perturbations majeures (incendies), l'analyse de leurs conséquences souligne que la dominance d'une espèce en un lieu s'opère grâce à la conjonction de divers facteurs ayant favorisé son installation, puis son développement rapide, avant que d'autres espèces ne viennent interférer avec elle.

On conçoit dès lors l'importance, pour certaines espèces végétales, des modalités de transport des graines (barochorie, anémochorie, zoochorie), de l'impact des phytophages à un moment déterminé de la croissance des plantes, etc.. HOBLS et GIMINGHAM (1984, *in* CLEMENT 1987) concluent d'ailleurs que la composition floristique en place immédiatement après la perturbation est le déterminant essentiel de la succession végétale. Les caractéristiques du milieu (topographie, fertilité du substrat et régime hydrique) n'interviennent qu'au second rang pour limiter ou amplifier le développement des populations et la croissance des individus. Pour CLEMENT (1987), la stabilité temporaire d'une communauté n'est en réalité qu'une phase de ralentissement dans la succession secondaire. La dominance de certaines espèces «sociales», soit des plantes ligneuses comme *Calluna vulgaris* ou *Ulex gallii*, soit des plantes herbacées comme *Molinia caerulea* ou *Pteridium aquilnum*, soit des Bryophytes comme *Polytrichum commune*, induit un ralentissement de la dynamique, voire son arrêt apparent. Selon cet auteur, les perturbations majeures, comme les feux d'humus, sont à l'origine de nouvelles communautés végétales qui présentent des caractéristiques différentes de celles qui les précédaient. Ces «déviations» observées suggèrent que la reconstitution à moyen et long terme d'une lande est un compromis, car les organismes et les populations manifestent une rétroaction dominante sur le milieu. Pour lui, à l'échelle du paysage, ces communautés particulières induisent une plus grande diversité des biocénoses, même si elles n'occupent à un moment donné que 10 à 20 % de la surface de landes.

PRODON (1988), analysant la dynamique des systèmes avifaune-végétation en région méditerranéenne, aboutit aux mêmes conclusions : ce sont bien les changements des activités humaines (déforestation, développement de la viticulture, déprise agricole, etc.) qui déterminent, en fonction de la sensibilité au feu des différents groupements végétaux, un paysage en mosaïque évoluant considérablement dans l'espace et dans le temps, caractéristique des Pyrénées occidentales. Pour cet auteur, l'hétérogénéité des paysages agropastoraux méditerranéens, jadis très marquée, tend à être remplacée par une hétérogénéité différente résultant du régime des incendies. La combinaison des successions de colonisation et des successions post-incendies aboutit à 64 structures végétales, pouvant être considérées comme des éléments de la mosaïque paysagère. C'est cette hétérogénéité qui entretient un peuplement avien microrégional diversifié.

3. *LE CAS DES AGROSYSTÈMES : DE L'ANALYSE INTRASYSTÈME À L'ANALYSE INTERSYSTÈME*

Si nous avons insisté sur l'exemple «landes», ce n'est pas seulement parce qu'il a été longtemps l'objet principal d'étude des différents chercheurs de l'équipe de l'Université de Rennes, mais aussi parce que l'approche pluridisciplinaire que nous avions proposée (LEFEUVRE, 1980) paraît être à l'origine d'un changement d'attitude vis-à-vis du choix des stations d'étude, trop souvent jusque là conditionné par la recherche «à tout prix» d'espace homogène. Peu à peu, l'impossibilité d'appréhender le fonctionnement d'un écosystème sans référence à l'espace, à l'hétérogénéité et au poids des activités humaines sur la structuration de cet espace et sur l'évolution des biocénoses est apparue au sein de l'équipe. Il était normal, dans ces conditions, de transposer cette approche à d'autres types d'écosystèmes, y compris les plus artificialisés d'entre eux : les prairies et les champs cultivés, ou agrosystèmes.

Ceux-ci apparaissent pourtant comme l'exemple type de systèmes homogènes, FRONTIER (1983) précisant *«l'agronome s'arrange pour contrôler l'homogénéité en-dessous du seuil décelable à la précision où l'on travaille»*. On peut dire en effet que tout a été fait par les agronomes pour homogénéiser la croissance et le rendement sur l'ensemble d'une parcelle depuis la sélection génétique des plantes cultivées jusqu'au travail du sol, à la profondeur d'ensemencement, aux traitements périodiques (engrais, pesticides, etc.), le maximum de cette «homogénéisation» étant atteint dans le cas d'une monoculture lorsque la même parcelle est ensemencée chaque année avec la même variété, comme c'est souvent le cas pour le maïs.

LEMEE (1978), phytoécologue, en rappelant que l'homogénéité structurale est à la base de la délimitation territoriale d'une formation végétale, attire l'attention sur le fait que *«l'homogénéité se réalise à toutes les échelles lorsque la structure est identique en tous points : une prairie, une plantation dense d'une seule espèce en sont des exemples»*. Si l'on se réfère à une loi généralement admise stipulant que la richesse et la diversité spécifique des peuplements animaux croissent avec la complexité structurale des milieux, ce type même de milieu «homogène» devrait être caractérisé par des peuplements extrêmement pauvres. Or de nombreux travaux montrent que les peuplements des cultures incluses dans une maille bocagère sont caractérisés par une richesse et une diversité spécifique parfois très importante (LEFEUVRE *et al.* 1976 ; BRUNEL *et al.*, 1980 ; BAILLOT *et al.*, 1976 ; DEVEAUX, 1976, 1978 ; GEORGES, 1979 ; CACHAN et MARTIN, 1972 ; CACHAN *et al.*, 1975 ; CACHAN, 1983 ; ROBERT, 1976). Ces travaux, corroborés par ceux de CHAMBON (1982) et de CLAVREUL (1984) en zone de culture intensive, laissent supposer que l'apparente homogénéité, attribuée par les agronomes aux parcelles cultivées et aux prairies, masque en réalité une importante hétérogénéité structurale permettant non seulement d'expliquer la présence de peuplements animaux plus riches et diversifiés que prévu, mais également d'aborder sur une base plus saine l'analyse du fonctionnement de ces systèmes dits simplifiés.

3.1. Hétérogénéité spatiale «horizontale» intrasystème

Pour étayer cette hypothèse, il était impératif de trouver des «révélateurs» de cette hétérogénéité spatiale «supposée». Deux exemples, l'un traitant de la prairie, l'autre de parcelles cultivées, peuvent illustrer cette démarche.

Le premier s'appuie sur des recherches qui ont été effectuées dans le cadre de l'Unité d'Écodéveloppement (S.A.D. — I.N.R.A.) par HUBERT et LECLERC (1983) et LEFEUVRE et LECLERC (1984). Ces travaux portent sur l'analyse du «comportement au champ» d'un troupeau de bovins élevé en «free-grazing» sur un ensemble de prairies considérées comme homogènes sur le plan phytosociologique (association végétale artificielle à base de graminées où dominent deux espèces, *Poa. sp.* et *Lolium sp.*). L'analyse de la répartition des individus pâturant sur ces prairies et de leurs différentes séquences comportementales permet d'obtenir un indice d'occupation basé sur la densité d'animaux par unité de surface en herbe mise à disposition du troupeau au cours de l'année. Par la cartographie automatique, sont visualisées les variations de cet indice d'occupation, qui montrent une forte hétérogénéité dans l'utilisation de l'espace par les animaux. Les travaux récents (B. LECLERC comm. or.) révèlent que cette hétérogénéité variable d'une année sur l'autre dépend à la fois des conditions climatiques saisonnières, de la portance du sol et de la structuration de l'espace par les animaux.

Cette création d'une hétérogénéité spatio-temporelle et ses conséquences en terme d'analyse de fonctionnement de système nous semblent bien montrer les limites de ce que l'on entend par surface de végétation «floristiquement homogène». Elle conduit aussi à s'interroger sur la prise en compte du poids des activités humaines dans la démarche phytosociologique, et sur les distorsions d'images que peut entraîner l'absence d'évaluation de l'impact des communautés animales et notamment des vertébrés phytophages vivant sur un espace donné. Après tout, la chute des effectifs de lapins sur une grande partie de l'Europe, suite à l'introduction du virus de la myxomatose, à partir de 1952, n'a-t-elle pas été source d'étonnement pour beaucoup de phytosociologues qui ont vu apparaître des associations végétales, particulièrement en système dunaire, dont ils ne soupçonnaient même pas l'existence (BOURLIÈRE, 1956) ?

Le second exemple résulte des nombreux travaux effectués sur les parcelles cultivées en zone bocagère, dans le cadre d'une action concertée de recherche, dont les résultats ont été rassemblés et synthétisés dans deux ouvrages (OUVRAGE COLLECTIF, 1976, 1980). Les travaux des bioclimatologues, notamment ceux de GUYOT et SEGUIN (1976) ont mis en évidence des variations climatiques intraparcellaires liées à l'existence de haies et talus boisés considérés comme brise-vent. Ces structures verticales déterminent une hétérogénéité microclimatique se manifestant tant dans un plan horizontal que vertical, ainsi que le montre l'analyse de différents paramètres (intensité du vent, température de l'air, répartition de la pluie, évapotranspiration, humidité du sol, etc.) et dépendant de la hauteur du brise-vent, de l'orientation des vents dominants, ainsi que de la dimension des parcelles (exprimée en multiple de la hauteur du brise-vent), mais aussi de la topographie, de la densité du bocage environnant, etc.

Les remarques formulées par les bioclimatologues sur la valeur «biologique» de leurs données (écretage des valeurs extrêmes, importance des données recueillies à 2 m sous abri par rapport à celles prises au niveau du sol, possibilité de réaction biologique importante pour des écarts climatiques faibles, notion de seuil, etc.), ont conduit à vérifier les conséquences de cette hétérogénéité climatique sur différentes cultures de blé, de ray-grass, de maïs. Des séries «d'enregistrements biologiques» ont été effectuées par BARLOY *et al.* (1980). Ces auteurs, en analysant d'une manière précise les rythmes de levées, de croissance foliaire, d'allongement des tiges, d'épiaison, de maturation, ainsi que la production, mettent en évidence le profil de réponse d'une espèce végétale ou d'une variété aux variations climatiques parcellaires. Ces profils de réponse alignés selon le gradient climatique (direction du vent dominant — ou orthogonal à celui-ci pour des emplacements placés à des distances fixes, multiples de la hauteur H du talus boisé) ont permis d'établir une véritable cartographie parcellaire permettant de visualiser dans l'espace l'un des phénomènes biologiques analysés. L'examen de ces cartes de réponse d'une variété de plante cultivée à l'hétérogénéité climatique mentionnée ci-dessus, met en évidence une véritable zonation qui fait conclure à BARLOY *et al.* (1980) : «*en modifiant le rayonnement et la vitesse du vent, les haies induisent une zonation microclimatique dans les champs enclos, susceptible de créer une hétérogénéité d'activité biologique*».

L'analyse des peuplements animaux et notamment des insectes carabiques (DEVEAUX, 1978), des pucerons (ROBERT, 1976) et des diptères (BRUNEL *et al.*, 1981) confirme effectivement l'hétérogénéité spatiale et la zonation des champs cultivés enclos du bocage, démontrant ainsi l'existence de sous-ensembles pouvant être individualisés.

Il résulte de ces différentes études que, contrairement à une idée encore trop répandue, les champs cultivés et les prairies constituent rarement des systèmes homogènes. Ce raisonnement issu le plus souvent d'un examen sommaire du peuplement végétal doit être revu à la lumière de travaux s'appuyant sur des révélateurs pertinents d'hétérogénéité qui peuvent être des «enregistreurs biologiques», analysés finement dans l'espace et dans le temps en utilisant des méthodes d'échantillonnage adaptées (en l'occurence un échantillonnage par transect ou carroyage au lieu du traditionnel échantillonnage au hasard utilisé dans ce type de milieu).

L'exemple du bocage présente un autre intérêt, celui de mettre l'accent sur la nécessité de ne pas isoler la parcelle étudiée, mais de l'étudier en tenant compte de son environnement.

3.2. Hétérogénéité spatiale intersystème

Pour comprendre l'importance de ce «saut» dans l'échelle d'analyse, il est nécessaire de replacer les paysages européens actuels dans le contexte historique de leur création.

Depuis le développement de l'agriculture, il y a quelques dix mille ans, dans beaucoup de régions du globe des espaces agricoles se sont substitués aux écosystèmes primitifs essentiellement forestiers. Ce processus est toujours d'actualité en zone tropicale. La manipulation des territoires utilisés par l'homme se traduit notamment par le développement d'une matrice à base d'agrosystèmes et le maintien (zones relictuelles) ou la mise en place de milieux plus ou moins artificiels rappelant parfois les écosystèmes forestiers anciens par leur structure (dominance d'éléments verticaux) et leur complexité (pluristratification). Ce schéma se retrouve dans les bocages ou dans des zones céréalières parsemées de bosquets de surfaces variables.

Ces éléments qui représentent, du point de vue physionomique, des ruptures dans l'environnement général sont de plus en plus souvent dénommés *structures ou infrastructures écologiques*. Ce qualificatif peut sembler inadéquat dans la mesure où il sous-entend que le reste de l'espace n'est pas écologique. Cependant, l'étude des propriétés de ces structures et de leur rôle dans les agrosystèmes et les paysages

construits par l'homme constitue un thème majeur de recherche pour l'écologie actuelle. En effet, par leur présence, ces structures augmentent non seulement l'hétérogénéité de l'espace, mais elles induisent une hétérogénéité horizontale sur les parcelles prairiales ou cultivées connexes : de ce fait, sur le plan théorique, elles revêtent une importance primordiale en termes de maintien, de survie, ou de renforcement de populations végétales et animales considérées comme autochtones.

A partir de ce constat, nous avons été conduits à réfléchir au problème des structures verticales du bocage, à leur importance en tant qu'éléments participant à l'organisation de l'espace. En fait, ces structures verticales constituées par les haies sont associées en réseaux dont les mailles d'importance variable, forment des bocages différents.

La variété structurale et floristique des bocages détermine une diversité faunistique importante que nous avons tenté d'analyser à différentes échelles de complexité croissante : l'enclôture, l'enclôture et le champ, le bocage.

Le premier niveau d'organisation, l'enclôture, a été abondamment décrit par TOUFFET et ROZE (1980). Ils ont montré l'hétérogénéité de cette entité tant au niveau de l'ensemble fossé-talus boisé (microhétérogénéité) qu'au niveau d'une typologie floristique (distinction de 10 types floristiques), en tenant compte également des caractéristiques de la levée de terre et surtout de celle de la végétation. Si l'on revient sur ce dernier point, force est de constater que la structure de la végétation dépend directement des interventions humaines. Celles-ci sont de plusieurs ordres, mais nous devons retenir qu'à l'échelon régional, une espèce comme le chêne *Quercus pedunculata* peut se présenter sous forme de cépée, de têtard, de ragosse ou de coupelle (LEFEUVRE, 1988). Aucune étude n'a réellement été effectuée pour analyser les conséquences sur le peuplement faunistique des variations de structure de ces arbres, véritablement soumis à l'homme qui leur impose une architecture par des émondages périodiques (fourniture de fagots).

La richesse spécifique et la densité d'espèces animales dépendent de la complexité de la stratification de ces structures verticales. C'est ce que montrent notamment CONSTANT *et al.* (1976 a), en analysant les conséquences sur l'avifaune de la régression des strates de végétation sur des talus boisés. Pour eux, la physionomie la plus hétérogène favorise l'implantation du plus grand nombre de couples d'espèces différentes. Selon ces auteurs, l'émondage fait disparaître certaines espèces de passereaux (sitelle, *Sitta europaea* ; pouillot véloce, *Phylloscopus collybita* et corneille, *Corvus corone*), régresser les populations d'autres espèces comme la mésange charbonnière (*Parus major*) et la mésange bleue (*Parus caeruleus*) et augmenter les effectifs d'étourneaux (*Sturnus vulgaris*).

Hormis ces travaux et ceux de LECHAFT (1975), mettant en évidence l'évolution du nombre d'espèces et d'individus d'insectes hétéroptères Anthocorides en fonction de l'âge d'émondage, aucune étude ne traite réellement des variations des peuplements animaux en fonction du mode d'entretien des haies et des talus ou au contraire en fonction de leur abandon.

Le deuxième niveau d'organisation est celui de l'ensemble champ-talus, car ses structures élémentaires sont organisées dans l'espace en un réseau enclavant champs cultivés et prairies. Nous savons qu'il existe des interactions profondes entre ces éléments. Nous avons déjà souligné ci-dessus l'importance de l'hétérogénéité au niveau horizontal, de la composition floristique et de la structure des haies environnantes. La répartition des différents organismes et leur densité vont également dépendre de la nature des cultures, des techniques culturales, etc. Ainsi DEVEAUX (1976, 1978) montre que des prairies bocagères peuvent abriter 38 espèces de carabes contre 29 espèces dans les champs de maïs. Cet auteur précise que non seulement la composition spécifique du peuplement peut être déterminée par la nature de la culture mais également par la répartition des espèces *«car (la culture) peut atténuer plus ou moins selon son couvert végétal les modifications climatiques induites par la haie»*. L'ensemble des variations temporelles et spatiales des peuplements haies-champs ont été résumées par LEFEUVRE *et al.* (1976) et BRUNEL *et al.* (1980).

Le troisième niveau d'organisation est celui d'un ensemble bocager, correspondant à un complexe de systèmes formés de champs aux cultures différentes et d'un réseau diversifié de haies. Actuellement, peu de travaux ont essayé de faire la distinction, en termes d'incidence sur le peuplement floristique ou faunistique, entre d'une part la structure du réseau, le nombre de connexions et d'autre part la forme, l'orientation ou la taille des mailles.

C'est ce dernier paramètre qui a été le plus souvent pris en compte par les chercheurs qui ont travaillé sur les conséquences de l'arasement des talus en zone bocagère. Manifestement, l'élargissement des mailles qui en résulte a des effets importants sur la faune. Il semblerait même que l'on puisse assister à des substitutions d'espèces selon DEVEAUX (1976), qui considère que *Poecilus cupreus* est caractéristique d'un bocage à petite maille alors que *Platysma vulgare* caractérise les grandes mailles. Le passage d'un bocage dense à des champs de plus de 20 hectares inclus dans une matrice bocagère fait chuter le nombre d'espèces de carabes de 29 à 17 en culture de pommes de terre et le nombre d'individus de 1000 à 200 pour une même période et une même surface d'échantillonnage. Des résultats identiques sont obtenus avec les diptères, BRUNEL et DELEPORTE (1978) recensant 60 espèces de diptères Brachycères dans une culture de maïs en zone bocagère et 19 seulement dans une zone remembrée.

La diminution du nombre espèces d'oiseaux et de leur densité confirme cette tendance générale à l'appauvrissement induite par l'élargissement du maillage. Dans le bocage breton, LE DUC (1976) l'a mis en évidence sur les populations de rapaces, et CONSTANT *et al.* (1976) sur les passereaux nicheurs. COLETTE (1975, 1978, 1983) trouve des résultats similaires dans le bocage normand, mais estime cependant que la perte en couples nicheurs est proportionnelle aux longueurs de talus arasés alors que pour CONSTANT *et al.* (1976 a), le phénomène est plus complexe et doit tenir compte à la fois de l'agrandissement des parcelles (fait attesté par l'apparition d'espèces nouvelles comme *Alauda arvensis*) et de la désorganisation du réseau de haies et en particulier de la diminution du nombre de connexions entre haies. Cette problématique a également été abordée par NOTTEGHEM (1987) dans le bocage bourguignon. Pour lui, *«les connexions les plus complexes jouent un rôle essentiel et déterminent un gradient d'abondance qui décroît lorsqu'on s'éloigne, de nombreuses espèces paraissant centrer leurs activités sur les carrefours de haies»*.

Ces exemples montrent qu'il est bien difficile de comprendre la structure, l'organisation et le fonctionnement des parcelles cultivées en zone bocagère sans se référer au rôle et à l'importance des structures verticales qui les caractérisent, en l'occurence le réseau de haies.

Les haies bocagères, cependant, ne représentent qu'un cas particulier de ce qu'il a été convenu de désigner sous le nom d'infrastructure écologique, pour reprendre l'expression de MANDER *et al.* (1987) et VAN SELM (1987 a et b). Ce terme peut en effet désigner l'ensemble des structures linéaires qui partagent un espace matriciel «compact» (forêt, système buissonnant ou non, prairie, champ cultivé) et qui contras-

tent par leur composition floristique avec celle des milieux adjacents. Definies de cette manière, les infrastructures écologiques linéaires organisées en réseau peuvent aussi bien désigner un système de voirie avec ses bordures (du chemin forestier à l'autoroute) que des fossés de drainage avec leurs rives. Vues sous cet angle, elles peuvent également être considérées comme un cas particulier des écotones. En effet, toute structure en mosaïque détermine la mise en place d'une structure linéaire en réseau, formée par les zones «d'affrontement» ou de transition entre les différents «systèmes» qui la composent. On peut dans ces conditions leur appliquer la définition donnée par DI CASTRI *et al.* (1988), pour qui les écotones sont des *«zones of transition between adjacent ecological systems having a set of characteristics uniquely defined by space and their scales, and by the strength of the interactions between adjacent ecological systems»*.

Cette notion d'écotone n'est pas nouvelle, ainsi que le précisent HANSEN *et al.* (1988). Dès 1897, CLEMENTS, suivi par LIVINGSTON (1903) et GRIGGS (1914), définissait cette zone particulière comme une frontière entre deux associations ou deux communautés végétales. De ce fait, l'écotone peut souvent apparaître comme une structure de physionomie dissymétrique. Les infrastructures écologiques linéaires sont au contraire souvent caractérisées par leur symétrie : on peut, en effet, les considérer comme deux écotones symétriques «accolés» et, par là, «confondus» en termes de fonction (fig. 1).

Le regain d'intérêt suscité par les écotones et, *de facto*, par les infrastructures écologiques, est indiscutablement lié, ainsi que nous le verrons plus loin, au développement des idées sur les échanges intersystèmes. Or, le manque de réflexion approfondie sur le concept d'écotone laisse s'installer un certain nombre de confusions, liées tout d'abord à la définition même de ces entités, au choix des critères permettant de connaître leur extension spatiale dans les systèmes adjacents, à l'étendue de leur zone d'influence et à leurs propriétés particulières. Les écotones doivent être considérés comme comme de véritables «membranes» intersystèmes et, de ce fait, il est indispensable de pouvoir apprécier leur propriété de «barrière», ou au contraire leur capacité à contrôler la qualité et l'intensité de certains échanges intersystèmes. Divers problèmes sont apparus en raison de ce manque de précision Ainsi, sont souvent confondus les effets dits de bordure, qui sont la matérialisation de l'influence de l'écotone, et les effets de lisière qui, selon FROCHOT (1979, 1987 a et b), concernent les propriétés internes de ces écotones et aident à les définir.

Prenons l'exemple du système haie-champ de maïs. DE PARCEVEAUX et GUYOT (1980) mettent en évidence, à travers l'analyse de la température au sol, l'extension maximale de la zone d'influence de l'«infrastructure écologique -écotone» que constitue la haie boisée. L'analyse de la croissance du maïs permet d'identifier dans le champ une zone d'influence «rapprochée», située à proximité de la haie. La faible croissance du maïs (concurrence pour l'eau et la lumière avec la strate arborescente) et la composition des peuplements animaux, telle la présence du groupement de carabiques à *Nebria salina* identifié par DEVEAUX, caractérisent l'effet de bordure. Par ailleurs, la description des caractéristiques de l'écotone (effet de lisière de FROCHOT) a été effectuée à partir des variations qualitatives et quantitatives du peuplement avien en fonction de la structure de la haie.

La notion d'infrastructure écologique peut être généralisée, ainsi que nous l'avons vu ci-dessus, à l'ensemble des fragments de systèmes relictuels, tels les bosquets de différentes tailles qui caractérisent toutes les zones cultivées, y compris celles de type «open field». CLAVREUL (1984, 1987) a tenté d'analyser les conséquences de l'ouverture et de l'uniformisation d'un paysage sur deux groupes d'espèces animales très différents. Il a ainsi décrit les peuplements d'insectes carabiques et d'oiseaux dans une vingtaine de «biotopes» différents, eux-mêmes répartis dans une série de paysages représentatifs de l'évolution d'un massif forestier vers une plaine cultivée . Les résultats relatifs à l'influence de la végétation et des lisières sur les oiseaux confirment les données déjà obtenues par d'autres auteurs. En revanche, l'intérêt porté aux facteurs «taille» et «situation» des bosquets permet de faire plusieurs constatations. Le nombre d'espèces d'oiseaux diminue de moitié lorsque l'on passe d'un massif forestier à des bosquets d'environ un hectare, alors que la densité de mâles cantonnés dans ces derniers est toujours supérieure à celle obtenue en forêt, et augmente même lorsque la surface des bosquets diminue. L'isolement croissant des bosquets agit peu, à surface égale, sur la richesse et la structure du peuplement ; par contre, il entraîne une augmentation de la densité des mâles cantonnés et une modification de la composition du peuplement. Entre la fauvette, caractéristique des zones forestières, et l'alouette des champs, caractéristique des zones ouvertes, il existe un ensemble d'espèces, comme le verdier, la linotte mélodieuse, l'hypolais polyglotte ou la fauvette grisette qui semble évoluer parallèlement à un «indice de morcellement du paysage». Les peuplements les plus riches et les plus équilibrés sont observés dans les paysages intermédiaires, semi-ouverts et diversifiés.

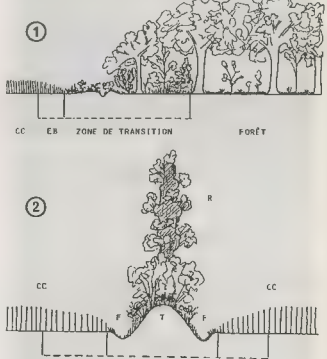

FIG. 1. — Zone de transition (écotone) et «infrastructure écologique».

1. Écotone à dissymétrie accentuée entre forêt et champ cultivé (CC). Effet de bordure (E B) éventuel sur parcelle cultivée.

2. «Infrastructure écologique»
Haie bocagère sur talus (T) entouré de fossés (F). Le talus est surmonté d'une ragosse (R), arbre soumis à un émondage périodique lui imposant son architecture.

Présence d'une symétrie de l'ensemble (double écotone) formant une transition entre le talus boisé et les champs cultivés. Importants phénomènes de bordure (E B) se traduisant par une plus faible croissance des plantes cultivées.

L'ensemble de ces résultats remet en cause l'application en milieu terrestre de la théorie de l'équilibre dynamique entre immigration et extinction, proposée par Mac ARTHUR et WILSON (1967) pour expliquer le renouvellement d'espèces sur les îles. Les bosquets, vestiges forestiers entourés par des espaces agricoles, physionomiquement homologues des clairières, ne peuvent être assimilés à des «îles». Leur environnement général souvent hétérogène permet des échanges beaucoup plus complexes.

La comparaison des résultats obtenus avec les carabiques et les oiseaux montrent que ces deux types d'animaux réagissent de manière identique à certains facteurs (diversité de la mosaïque, présence de corridors reliant certains compartiments de la mosaïque, dimension et degré d'isolement des biotopes). En revanche certaines réactions diffèrent, fournissant ainsi des informations complémentaires : les carabiques se prêtent mieux à une étude intra-parcellaire et mettent en évidence le caractère particulier des lisières et l'importance de ces zones d'échange ; ils font ressortir le degré d'intensification des cultures. Pris dans son ensemble, le peuplement d'oiseaux cantonnés semble mieux traduire l'évolution de la composition et de la structure du paysage.

Comme le font remarquer BAUDRY et BAUDRY-BUREL (1984), MERRIAM (1984), et OPDAM (1984-1987), les infrastructures écologiques sont de plus en plus soumises à des variations importantes de surface dues soit à des amputations par augmentation des surfaces cultivées, soit à des créations volontaires (brise-vents, barrières anti-érosives...) ou involontaires (dérive agricole). Or *«these landscape changes can vitally affect ecological processes and ecologists and planners together must focus on effects on regional species survival and the resultant dynamics of community structure»* (BAUDRY et MERRIAM, 1987).

4. *HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE ET APPROCHE FONCTIONNELLE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES*

Cette manière d'appréhender les landes, les prairies, les champs cultivés, les agroécosystèmes en tant que complexes de systèmes écologiques formant les paysages ruraux a relativisé certaines idées reçues. Sans référence permanente à l'espace, sans analyse de cet espace, et surtout sans prise en compte de son hétérogénéité et de ses variations dans le temps, l'étude du fonctionnement des écosystèmes s'avère désormais impossible. Cette position est partagée par un nombre grandissant d'écologistes, et les conduit à s'interroger sur les méthodes d'analyse de la complexité à ces diverses échelles.

4.1. Typologie des systèmes hiérarchisés

FRONTIER (1983) écrit *«l'hérérogénéité du milieu naturel et de son peuplement vivant est effective à toutes échelles d'observation»*. Il précise : *«nous entendons par hétérogénéité l'existence d'une variabilité distincte de la simple variabilité aléatoire des grandeurs observées. Chaque niveau de perception est, dans un écosystème, structuré en unités, elles-mêmes structurées et ainsi de suite»*.

Quel que soit le niveau de perception que l'on envisage, de la touffe de callune à la biosphère, chaque élément identifié dans un espace hétérogène semble pouvoir être caractérisé par des peuplements ou des communautés animales, ainsi que l'ont montré les exemples précédents. Il est important d'insister néanmoins sur la disparité des échelles d'observation selon les groupes taxinomiques étudiés. GUINOCHET (1955, *in* LEPART et ESCARRÉ, 1983) remarque d'ailleurs que *«c'est l'échelle d'observation qui crée le phénomène»*.

Ainsi BELLIDO (comm. pers.) montre qu'à l'échelle de quelques décimètres carrés on peut différencier, sur une zone de lande dite «pionnière», plusieurs peuplements d'acariens révélateurs d'une microhétérogénéité importante. Les travaux de MASSOUD et PRAT (1980, 1981) et de VANNIER (1985) démontrent qu'à ce niveau de perception le groupe des collemboles peut être utilisé avec le même succès. Nous avons vu que CLAVREUL (1987), en étudiant comparativement la distribution spatio-temporelle des carabes et des oiseaux à l'échelle d'un paysage agraire, considère que les premiers sont d'excellents révélateurs de l'hétérogénéité intraparcellaire, alors que les seconds sont d'excellents indicateurs de l'hétérogénéité du paysage. Ces changements concomitants d'échelle de perception et de «groupes indicateurs» sont d'ailleurs nettement mis en évidence si l'on se réfère à l'analyse quantitative.

En fait, comme le souligne FRONTIER (1983), *«il existe un continuum d'hétérogénéité entre la plus petite échelle et la plus grande, avec seulement parfois quelques niveaux d'hétérogénéité plus forte, correspondant aux échelles et phénomènes particulièrement marqués,séparés par des niveaux où la structuration spatio-temporelle peut être plus faible (mais jamais nulle). Aux termes des théories modernes, cette hétérogénéité est une des conditions de permanence des écosystèmes (STEELE, 1974 ; MARGALEFF, 1979)»*.

En réalité, après avoir aidé à hiérarchiser les niveaux de perception de l'espace et du temps, les peuplements animaux permettent de définir une véritable typologie non pas d'écosystèmes mais de systèmes écologiques emboîtés.

L'emploi du terme «système écologique» plutôt que celui d'écosystème est volontaire. Nous l'utilisons dans le sens d'un ensemble possédant une structure, les éléments de cet ensemble étant considérés dans leurs relations. C'est dans cet esprit que PRODON (1988), constatant que la végétation détermine localement la composition des peuplements d'oiseaux nicheurs, précise que *«cette corrélation étroite autorise à parler de système de végétation-avifaune»*. L'emploi du terme système nous permet de préciser que l'analyse simultanée d'une structure spatiale et d'un peuplement animal venant renforcer son identification à un moment donné de son histoire, reste du domaine descriptif et paraît intimement lié au niveau d'observation. L'idententification des structures élémentaires d'un espace complexe est nécessaire, mais non suffisant, pour prétendre analyser un fonctionnement de systèmes. Cela revient à dire que, pour nous, il peut exister une disjonction très nette entre le niveau d'observation déterminé par le chercheur et les niveaux d'organisation réels. L'adéquation entre ces deux niveaux est plus difficile qu'il n'y paraît mais doit toujours être recherchée.

C'est ce que tente AMOROS (1987) en proposant une typologie hiérarchisée des *«écosystèmes des plaines alluviales»*. Pour ce faire, il fait appel tant à des descripteurs hydrologiques et sédimentologiques qu'à des descripteurs biologiques, dont les communautés de crustacés Cladocères. La comparaison entre la classification des stations d'après leur fonctionnement hydrique et la classification obtenue à partir des peuplements de Cladocères montre que ces derniers possèdent aussi un pouvoir descripteur fonctionnel. AMOROS arrive ainsi à distinguer des ***secteurs fonctionnels*** (secteurs à méandres, secteurs de tressage), subdivisés en ***ensembles fonctionnels*** (anciens chenaux ou méandres), formés eux-mêmes ***d'unités fonctionnelles***. Ces unités fonctionnelles s'ordonnent généralement en toposéquences c'est-à-dire en succession spatiales le long d'un gradient topographique.

Une typologie de ce type n'a de raison d'être que si elle

prend en compte la dimension temporelle et englobe l'aspect évolutif. Nous rejoignons en cela CHEVALIER (1984, *in* PRODON, 1988) estimant *«qu'une des propriétés fondamentales des systèmes concerne leur capacité d'évoluer»*. Vu sous cet angle, on doit donc envisager la dynamique de ces systèmes, c'est-à-dire la description des changements (successions écologiques par exemple) et l'étude de leurs causes. AMOROS (1987) désigne sous les terme de *chronoséquence* la succession au cours du temps des unités fonctionnelles mentionnées ci-dessus sur un même lieu. Il propose d'ailleurs un nouveau concept, celui de *spatioséquence*, en précisant *«une spatioséquence correspond à l'organisation dans l'espace d'un secteur fonctionnel de toutes les unités fonctionnelles appartenant aux différents stades d'un même type de chronoséquence»*

Malgré ces tentatives de clarification, les confusions persistent et deviennent très fréquentes entre niveau de perception, niveau d'organisation, niveau d'intégration, continuum, hiérarchie d'organisation, systèmes écologiques et écosystèmes.

La tentative intéressante de BALENT (1987), en tant qu'agronome utilisant la démarche écologique, si elle ne résoud pas tous les problèmes, a le mérite de préciser clairement l'articulation entre ce que cet auteur appelle *écosystème* et *système*. S'intéressant aux problèmes de gestion des pâturages, il a tenté de proposer une définition du *système pastoral* qui rende compte des interactions entre les systèmes biologiques, techniques et humains, mais aussi de celles en jeu à l'intérieur de chacun des trois systèmes qu'il identifie aux différents niveaux d'organisation que l'on peut repérer. Cette définition est fondée sur les principes de base de l'écologie : les herbivores conditionnent la structure, le fonctionnement et l'évolution des communautés végétales. La végétation conditionne le comportement alimentaire et le niveau d'alimentation des animaux. Sous des conditions pédoclimatiques données, l'ensemble de ces interactions constituent *l'écosystème pâturé*, et il précise à ce propos que *«l'écosystème pâturé est un concept et non une portion de territoire pâturé, confusion encore trop fréquente»*. Cet écosystème est piloté par l'homme à différents niveaux d'échelle d'espace et de temps. La cellule de base constituée par les interactions herbe-animal et ses niveaux de «pilotage» constitue le *système pastoral*. Dans le système ainsi défini, il distingue trois niveaux d'organisation (fig. 2) :

— berger-herbivore-végétation (niveau du circuit de pâturage et de la journée) ,

— éleveur-troupeau-sole pâturée (niveau de l'ensemble des surfaces pâturées par le troupeau au cours d'une saison ou de l'année) ;

— société pastorale-troupeaux-territoire pastoral (niveau de la gestion globale du territoire pâturé par l'ensemble des troupeaux des éleveurs sur un pas de temps pluriannuel).

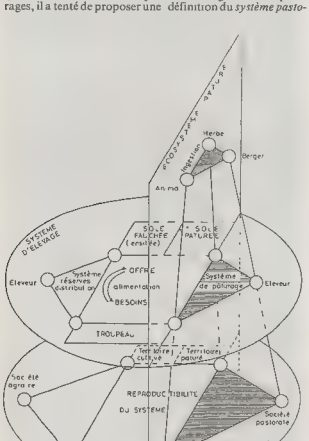

FIG. 2. — Niveaux d'organisation du système pastoral, écosystème pâturé piloté, et articulation avec les différents systèmes concernés par l'étude des activités d'élevage (d'après BALENT, 1981)

4.2. Les difficultés méthodologiques

En ce qui concerne les échelles d'hétérogénéité, FRONTIER (1983) exphque fort bien que *«c'est essentiellement cette caractéristique des peuplements naturels qui rend difficile l'application à des peuplements des méthodes statistiques classiques. Celles-ci sont fondées sur l'homogénéité des unités que l'on compare»*. C'est le souci également qu'exprime LEGAY et DEBOUZIE (1985) en écrivant : *«en plus des difficultés conceptuelles, la détection des structures spatiales se heurte à des problèmes méthodologiques : quel protocole expérimental faut-il utiliser et comment traiter les données recueillies ? Les deux questions sont évidemment liées, mais il faut reconnaître que l'absence d'outils statistiques adaptés et performants a longtemps freiné et même inhibé l'emploi de certaines techniques d'échantillonnages»*.

D'une manière générale, l'extraordinaire diversité des situations matérielles, et des protocoles expérimentaux conçus pour les étudier, contraste avec la relative pauvreté des outils mathématiques disponibles ou accessibles au biologiste. Pour ces auteurs, *«la place importante occupée, dans certains domaines, par l'échantillonnage au hasard s'explique surtout par l'absence, jusqu'à ces dernières années, d'outils statistiques aptes à traiter des données recueillies par d'autres techniques d'échantillonnages... Il est cependant évident que l'échantillonnage aléatoire par placette ou par distance ne peut détecter de structures spatiales, c'est-à-dire trouver une ou plusieurs échelles d'hétérogénéité»*. Pour eux, *«d'autres techniques d'échantillonnage et surtout de nouveaux outils statistiques doivent être mis en oeuvre»*. Sur le plan pratique, l'initiative revient au phytoécologue GREIG-SMITH (1952) qui, il y a plus de 35 ans, préconisait l'examen exhaustif d'une station par la mise en oeuvre d'une grille de quadrats contigus, soit d'un transect de placettes également contiguës.

Les travaux de BAUDRY et BAUDRY-BUREL (1978) concernant la description globale du bassin versant d'un fleuve côtier, la Rance, ont permis d'innover dans le domaine de l'analyse de l'hétérogénéité spatiale. Reprenant les travaux de PINET *et al.* (1973), ils ont montré que la diversité spatiale, si elle est facilement perçue intuitivement, l'est

beaucoup moins en tant que concept et encore moins en tant qu'objet de mesure. En effet, si KORMONDY (1969) considère que *«studying diversity is a major work for the ecologist today»* en étant relayé par PIELOU (1975) dans cette affirmation, ces deux auteurs s'arrêtent d'une manière générale, comme la majorité des chercheurs, à l'étude de la diversité des espèces, même si PIELOU (1975) ou CHESSEL (1978) analysent la diversité spatiale à travers la répartition en mosaïque des espèces.

Des deux facteurs principaux de la diversité spatiale, diversité écologique et organisation de l'espace, BAUDRY et BAUDRY-BUREL (1982) déduisent les descripteurs de base directement liés à la diversité : nombre d'unités d'occupation du sol, surface occupée par chaque unité, périmètre de chaque unité (longueur de contact avec les unités voisines), dispersion des unités (nombre d'îlots élémentaires). Pour décrire l'organisation des systèmes écologiques régionaux, ils ont mis au point deux types de mesures :

— celle de la diversité écologique ou paysagère dans une région par une unité écologique (zone inculte par exemple) en utilisant la méthode agrégative ;

— celle de la complexité d'une zone occupée par de multiples unités écologiques en se référant à la théorie de l'information.

Si des progrès considérables ont déjà été effectués dans le domaine de l'analyse de l'hétérogénéité de l'espace et de l'organisation spatiale ces dernières années, d'autres peuvent être réalisés, grâce notamment aux travaux récents de physiciens français utilisant le concept de percolation et l'appliquant à l'analyse de la matière en grain (GUYON, 1981), ou à l'étude de la géométrie des mélanges désordonnés (TROADEC *et al.* 1985). Cette approche entièrement nouvelle (GUYON et ROUX, 1987) révolutionne la description des propriétés physiques des structures hétérogènes et peut conduire à des développements analogues en écologie en rénovant totalement l'étude des propriétés des espaces hétérogènes.

4.3. De l'analyse descriptive à l'approche fonctionnelle

La carence dans le domaine des statistiques appliquées à l'analyse des espaces hétérogènes n'est pas tout. Il ne faut pas que l'arbre masque la forêt. En réalité, *«l'hétérogénéité et la variabilité propres aux conditions naturelles d'existence des populations ont été généralement négligées, quand elles n'étaient pas rejetées comme des «bruits» masquant «l'information» (les lois de fonctionnement)»* (BARBAULT, 1981)

Pourtant, dès les années soixante, LEVINS et MacARTHUR (1966) et LEVIN (1962), par des recherches sur le polymorphisme génétique et les fonctions adaptatives, avaient déjà tenté d'analyser les relations populations-environnement en système hétérogène. Mais il a fallu attendre les travaux de DEN BOER (1968, 1970), pour que ces prétendus «bruits» perturbant l'homogénéité soient en fait considérés comme une caractéristique fondamentale des systèmes écologiques. Ils doivent, à ce titre, être nécessairement pris en considération lorsque l'on se propose d'expliquer le fonctionnement de ces derniers. Pour BARBAULT (1981), *«ces multiples causes d'hétérogénéité et de diversité confèrent au système population-environnement, ainsi diversifié en sous-ensembles doués d'aptitudes écologiques variées, une grande souplesse adaptative»*. Il n'est pas inutile de souligner que les remarques formulées par DEN BOER (1981) et BARBAULT (1981) proviennent de deux chercheurs travaillant sur la dynamique des populations et les stratégies adaptatives. Depuis longtemps, la notion d'homogénéité liée à celle d'écosystème a contraint les écologistes travaillant sur la biologie des populations animales à abandonner le terme de ***biotope*** ou d'***écotope*** et à créer des termes spécifiques comme ***habitat*** et ***domaine vital***, pour souligner le fait qu'une espèce animale ne peut exprimer l'ensemble de ses comportements au cours de cycles d'activité journaliers ou annuels que dans un espace hétérogène.

Ce problème avait déjà été soulevé par les phytoécologues, et notamment par GUINOCHET (1973). Après avoir tenté de montrer que l'on pouvait définir dans un écosystème une zoocénose sur les mêmes bases que celles de la phytocénose, cet auteur a dû constater, alors, la mobilité des animaux et, pour certaines espèces, des présences périodiques ou temporaires dans l'écosystème. A peu près à la même époque, GODRON et POISSONNET (*in* LONG, 1975), deux autres phytoécologues, observaient en employant des indices de présence ou de fréquentation que les populations de lapins de garenne et de faisans ne fréquentent peut-être pas tous les types de structure végétale présents dans un paysage donné, mais que ceux qu'ils utilisent au cours de la journée ou de l'année sont caractérisés par des différences physionomiques importantes, allant des champs cultivés aux taillis forestiers, en passant par les landes. Ces zones sont fréquentées avec une intensité variable selon la saison.

Par l'analyse de la répartition spatiale des lapins dans les landes de Fréhel, CHAPUIS (1980) note également que la plupart des associations végétales sont utilisées par cette espèce, leur indice de présence variant dans l'espace en fonction du positionnement des garennes, et dans le temps en relation notamment avec la phénologie des espèces végétales celles-ci induisant des variations de ressources trophiques (CHAPUIS et LEFEUVRE, 1980).

Ainsi certaines espèces animales peuvent, dans une certaine mesure, être considérées comme de véritables agents de liaison entre les structures élémentaires d'un même système, ou bien entre les systèmes eux-mêmes. La banalité de ces faits pour des écologistes travaillant sur des vertébrés ne doit pas faire oublier qu'ils sont peut-être à l'origine du divorce entre les études «de populations» et les études «d'écosystèmes».

Ce malaise a été ressenti non seulement par les biologistes des populations mais aussi par ceux qui s'intéressaient au fonctionnement des écosystèmes. En effet, dès 1942, LINDEMAN considère un lac à la fois comme un système complexe, hétérogène, comportant plusieurs biocénoses, et en même temps comme une unité fonctionnelle parce que toutes les biocénoses élémentaires que l'on y trouve dépendent pour leur existence du même cycle alimentaire (approche trophodynamique). En cela, cet auteur a remis en cause la notion classique d'écosystème.

De même DUVIGNEAUD et DENAEYER-DESMET (1976) écrivent : *«ainsi, la biogéocénose de SOUKATCHEV, semblable à l'écosystème de TANSLEY, n'est pas synonyme de l'écosystème de LINDEMAN, parce que la structure est différente : une seule biocénose dans le premier cas, un ensemble cohérent de biocénoses dans le second cas. Ce que ces systèmes ont en commun, c'est leur fonctionnement»*.

L'idée maîtresse de l'écologie du paysage, qui tente d'effacer le clivage entre étude des populations et étude des écosystèmes, en considérant l'hétérogénéité spatiale comme un des éléments clés de l'analyse du fonctionnement de ces derniers, semble donc avoir vu le jour il y a près de cinquante ans. DUVIGNEAUD et DENAEYER-DESMET (1976) ont très bien perçu l'importance des travaux de LINDEMAN et ils soulignent : *«à la surface des continents, comme dans un lac, les biogéocénoses s'associent, surtout sous l'action de la topographie, en paysages écologiquement fonctionnels ; ce sont des «complexes naturels» au sens de BERG (1932), qui sont des écosystèmes au sens de LINDEMAN : vallées, bassins, dépres-*

sions comportant un lac, paysages topographiques reliés par le cycle de l'eau ou par les migrations d'éléments chimiques ou biologiques».

Rappelons que pour BERG (1932), un complexe naturel ou paysage géographique se définit comme une combinaison ou un groupement d'objets et de phénomènes dans lesquels les faits du relief, du climat, de l'eau, du sol, du couvert végétal, de la vie animale, et aussi de l'activité humaine, se combinent en un tout harmonieux, se répétant typiquement tout au long d'une aire territoriale donnée. DUVIGNEAUD et DENAYER-DESMET (1976) précisent *«dans le milieu terrestre, on peut considérer la biogéocénose comme un écosystème simple, réduit à une seule phytocénose homogène où interviennent les habitants animaux, microbiens et fongiques. L'écosystème, au contraire, peut comporter plusieurs, voire de nombreuses biocénoses, étroitement unies écologiquement (ce qui est presque toujours le cas dans le domaine aquatique).*

Si nous avons longuement insisté sur ce passage difficile entre les conceptions basées sur la notion «d'écosystème-espace homogène» et sur l'émergence du concept d'hétérogénéité spatiale, c'est pour que l'on mesure bien le temps qui fut nécessaire aux écologistes pour *«accepter la complexité et rechercher les moyens de l'étudier»* (LEGAY, 1986, *in* BALENT, 1987)).

Ceci explique peut-être aussi l'émergence actuelle de l'approche «écologie du paysage», RISSER *et al.* (1984) soulignant à son propos l'importance des interactions et des échanges spatiaux et temporels dans les paysages hétérogènes.

II — TRANSFERTS, ÉCHANGES INTERACTIONS ENTRE SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES

L'analyse de l'hétérogénéité spatiale, de son évolution temporelle «naturelle», ou de sa transformation par les activités humaines, couplée à l'étude de la distribution spatio-temporelle intrasystème des espèces végétales et animales, permet de repenser les approches biocénotiques traditionnelles et d'envisager qu'à terme s'efface *«le clivage artificiel, donc néfaste, entre biologie des populations et écologie des peuplements»* (BERKALOFF *et al.*, 1987).

Un acquis important de cette nouvelle approche consiste à considérer un système écologique comme étant par définition hétérogène : il est alors formé par un complexe de sous-systèmes communiquant entre eux, échangeant de l'énergie, de la matière et de l'information. Ce système écologique est lui-même interrelié aux systèmes écologiques voisins. Il est possible de réitérer ce raisonnement pour chacune des étapes de l'emboîtement, que nous découpons artificiellement pour mieux comprendre *in fine* le fonctionnement de la biosphère (GAUTIER *et al.*, 1978).

BRUN et LARRERE (1983, *in* BLANDIN et LAMOTTE, 1985), sociologues, expriment cette idée sous une autre forme, en écrivant : *«il existe un ensemble complexe de relations entre les différents écosystèmes qui composent un espace donné. C'est justement la raison pour laquelle cet espace peut, à son tour, être considéré comme un système (de systèmes). Chaque écosystème devient alors un élément du «système spatial» qui l'intègre. On ne s'intéresse plus aux flux internes qui caractérisent chaque écosystème, mais aux échanges que chacun entretient avec l'ensemble des autres».*

Cette conception est partagée par BLANDIN et LAMOTTE (1985) qui estiment que *«l'important est de coinsidérer des espaces individualisés par un ensembl originale d'interactions entre écosystèmes»*, ce qui les conduit à désigner ces *systèmes d'écosystèmes* sous le nom d'*écocomplexes*.

Dans une telle optique, la cohérence des systèmes écologiques emboîtés est assurée par la qualité et l'intensité des échanges, celles-ci dépendant en partie du niveau de perméabilité des «zones-frontières» délimitant chacun des systèmes ou sous-systèmes. Toute modification, «naturelle» ou provoquée par l'homme, en induisant des changements structuraux au niveau de l'espace, des variations de composition spécifique, des variations dans la dynamique des populations et des peuplements, peut entraîner d'importants changements dans la dynamique des systèmes interrelés

Cependant, malgré leur importance dans l'approche du fonctionnement dynamique des systèmes écologiques, les notions de transferts, d'interrelations, et d'échanges n'ont pas été suffisamment précisées. Elles recouvrent de fait des idées très variées : il y a une différence fondamentale entre les transferts monodirectionnels liés généralement à la dynamique de l'eau (d'origines géomorphologique et topographique et concernant essentiellement les transports de matières organiques, d'éléments minéraux, d'ions, de substances nutritives... ou de pesticides) et les flux d'énergie qui caractérisent par définition les écosystèmes (ODUM, 1957). Ces derniers impliquent la notion d'échange d'information au sens large entre les niveaux trophiques, ne serait-ce qu'à travers les concepts de kairomones, d'allomones, d'attractifs, de répulsifs, etc.. Ces types d'échanges diffèrent encore de ceux exprimés par certaines espèces animales qui, pour manifester l'ensemble de leurs comportements au cours du cycle journalier ou annuel, utilisent les espaces structurellement différents qui composent leur domaine vital. Elles aident ainsi à définir des unités fonctionnelles.

1. *LES ÉCHANGES INTERSYSTÈMES VUS À TRAVERS DES MODÈLES ANIMAUX*

La disjonction très nette constatée dans certains cas entre la distribution spatio-temporelle de nombreuses espèces d'arthropodes et de vertébrés et celle des associations végétales en lande conduit à tenter l'analyse du phénomène.

Cet objectif a été poursuivi par GUEGUEN (1976), DELAUNAY (1977), et GUEGUEN et DELAUNAY (1980), prenant comme modèle les orthoptères, et dans un premier temps l'espèce caractéristique d'une zone dite «pionnière» des landes : *Myrmeleotettix maculatus*. Ils confirment les travaux de DEMPSTER (1963) : l'espèce a besoin pour exprimer l'ensemble de ses comportements, notamment trophique et reproducteur, de disposer d'un espace hétérogène. Comme chez de nombreux Acridiens, cet espace comprend une zone de ponte caractérisée ici par un sol nu ainsi qu'une végétation rase, et une zone de maturation sexuelle à végétation dense et élevée. Selon DELAUNAY (1977), les stades 1 et 2 de *M. maculatus* sont relativement sédentaires et liés aux sites de ponte, et les stades 3 et 4 effectuent des déplacements vers les structures verticales constituées par des ceintures d'*Agrostis vulgaris* accolées ou non à des *Ulex europaeus*. Après maturation, les adultes quittent cette zone et, à raison de 2 à 3 mètres par jour, migrent vers les sites de ponte. Un incendie, bloquant la croissance d'une espèce végétale caractéristique de landes méso- et hygrophiles, *Molinia caerulea*, et créant un espace hétérogène (sol nu à rosettes rases de molinie jouxtant une zone de touradons de la même espèce de plus de 50 cm de haut), a permis de démontrer que la structre végétale et l'hérérogénéité de l'espace sont déterminants pour initier de tels mouvements de populations chez *M. maculatus*.

Pour DELAUNAY (1977), d'autres espèces d'orthoptères, notamment l'ensifère *Platycleis denticulata*, effectuent ce type de migration que l'on peut qualifier d'original dans la

mesure où les déplacements des deux types sont effectués par des individus à des stades de développements différents, larvaire dans un cas, adulte dans l'autre.

Nous pourrions multiplier les exemples de ce type à travers les travaux de DELETTRE (1975) sur les diptères Chironomides, de RICHARD (1982), de DEVEAUX (1978) sur les carabes, de CANARD (1984) sur les araignées, de HEULIN (1984) sur le lézard vivipare, de EYBERT (1985) sur les passereaux nicheurs, de BUTET (1984) sur le mulot, de CHAPUIS (1979) sur le lapin de garenne. Tous montrent en effet que l'on ne peut réellement comprendre la dynamique des populations ou des peuplements animaux en landes sans se référer en permanence à l'étude des échanges entre les différents faciès et groupements végétaux.

Le bocage, formé de deux milieux contrastés, se prête bien à une telle analyse. De fait, chez pratiquement tous les groupes animaux étudiés, des échanges entre les talus boisés et les parcelles ont été mis en évidence, mais les modalités varient considérablement d'une espèce animale à l'autre.

Selon DEVEAUX (1978), l'espèce dominante de carabique d'une parcelle bocagère prairiale, *Poecilus cupreus*, espèce diurne, se déplace avec la rotation du soleil. L'espèce *Steropus madidus*, nocturne, habituellement capturée dans le talus boisé, peut l'être dans la parcelle pendant la journée dans la zone d'ombre induite par la haie. Cet auteur a pu montrer également que *Calathus melanocephalus* émerge en été au centre de la parcelle, passe l'hiver dans la haie et au printemps suivant retourne pondre au milieu du champ, tout comme *Anchomenus dorsalis* étudié par POLLARD (1968) et THIELE (1977). Par contre, *Nebria salina*, espèce caractéristique de la zone de bordure, pond dans la haie en automne.

Chez les Micromammifères, on retrouve de tels échanges. Ainsi les populations de mulot, *Apodemus sylvaticus*, se déplacent en partie dans les champs au printemps en fonction de la croissance des céréales (CONSTANT *et al.*, 1976 b) ; après la moisson, l'espèce se redistribue essentiellement sur les talus boisés.

Ces résultats confirment en fait ceux de très nombreux auteurs ayant mis en évidence des mouvements de populations entre zones cultivées et zones incultes ; notamment ceux de VAN EMDEN (1964, 1965) portant sur les insectes ravageurs ou auxiliaires de l'agriculture.

2. *MODALITÉS D'ÉCHANGE ENTRE SYSTÈMES*

L'augmentation de la diversité spécifique au voisinage des haies boisées a été soulignée par DEVEAUX (1978) sur les carabes, ROBERT (1976) sur les pucerons et BRUNEL *et al.* (1980) sur les diptères. Selon ces derniers, «*ces bordures fonctionnent comme de véritables pièges à insectes*». De fait, BAILLOT *et al.* (1976) constatent la présence de nombreux diptères prédateurs *Empididae* ou *Dolichopodidae*, dont les larves vivent dans les sols humides des bordures de ruisseaux ou de mares, au voisinage immédiat de haies boisées souvent éloignées des gîtes larvaires.

En réalité, de nombreux travaux portant souvent sur des ravageurs des cultures permettent désormais de comprendre le positionnement de ces insectes à un moment précis de leur cycle de développement ou de reproductron et apportent un éclairage intéressant our expliquer les modalités d'échanges entre champs et haies environnantes, confirmant ainsi l'interdépendance entre les structures horizontales et verticales des systèmes bocagers.

Le cas le plus connu est peut-être celui du hanneton *Melolontha melolontha*. Ce coléoptère vit à l'état larvaire dans les champs cultivés et surtout les prairies. Au bout de trois ans de vie larvaire a lieu la nymphose. Les adultes, présents dans le sol dès la fin de l'été, n'émergeront qu'au printemps suivant. COUTURIER et ROBERT (1956, 1958, 1962) ont observé que les adultes s'envolent dès l'émergence vers un «site préférentiel» distant de 200 à 2000 m et correspondant le plus souvent soit à des haies arborescentes, soit à un bord de forêt se détachant sur l'horizon. Ce vol est qualifié de préalimentaire. La prise de nourriture s'effectue aussi bien sur des chênes, des hêtres que des charmes. Après quinze jours, les femelles, dont les ovaires ont atteint l'état de maturnié pendant cette période alimentaire, effectuent un vol de retour vers les espaces ouverts — champs cultivés et prairies — qui doivent être considérés comme des sites de ponte.

Il paraît important de souligner une certaine similitude entre ce modèle «hanneton» s'exprimant à l'échelle du paysage et le modèle orthoptère étudié par GUEGUEN. Ainsi, il peut et doit y avoir des transferts méthodologiques entre les différents niveaux d'observation choisis lorsque l'on admet le concept de systèmes emboîtés.

GRUNER (1973, 1975) a confirmé la validité du modèle «hanneton» chez des espèces américaines voisines appartenant au genre *Phyllotreta* et commettant des dégâts considérables aux cultures. Les adultes sont de moeurs essentiellement nocturnes. Ce sont pourtant des stimuli visuels qui orientent *P. pleei* vers des silhouettes sombres constituées par des feuillages. A la différence toutefois des *Melolontha*, les vols sont journaliers, les adultes inactifs pendant la photophase étant groupés au sol dans des logettes souterraines.

Ces comportements d'orientation vers des structures verticales se détachant sur l'horizon semblent beaucoup plus fréquents qu'on ne le pensait. Ils peuvent être le fait aussi bien de phytophages que de prédateurs, ils concernent aussi bien des coléoptères que des diptères ou des hyménoptères, ils déterminent des migrations qui peuvent être journalières ou saisonnières, ils sont corrélés soit à des phases physiologique particulières (reproduction et notamment maturation des ovaires), soit à des phases de quiescence ou de diapause

C'est ainsi que de nombreux auteurs, dont WAKELAND (1934), JARRY (1984) et DUPONT et HUIGNARD (1987), ont montré que différentes espèces de bruches (coléoptères phytophages), dont *Bruchus rufimanus* et *B. affinis*, sont attirées par des bosquets situés sur des collines lors de la migration précédant l'hivernage.

Ce type de comportement migratoire est très semblable chez les coléoptères prédateurs de la famille des *Coccinellidae*. De 1961 à 1980, IPERTI (1978, 1985, 1986) a beaucoup étudié les déplacements de ces insectes ; il précise qu'à la fin de la période de multiplication, au mois de juillet pour les espèces à tendance monovoltine comme *Adalia bipunctata* et au mois de septembre pour les espèces plurivoltines (*Chilorus sp., Exochomus 4-pustulus, Coccinella 10-punctata* et *Harmonia conglobata*), les coccinelles adultes quittent les plaines cultivées et gagnent par des vols migratoires d'amplitudes variées (parfois plusieurs kilomètres) des zones d'estivo-hivernation ou d'hivernation pour entrer en dormance. Pour cet auteur, les insectes s'orientent durant leur déplacement aérien vers des «points attractifs du relief» pouvant être le sommet des collines. HEMPTINNE (1985) a confirmé ce trait comportemental et a noté le rôle prépondérant joué par les haies et les alignements d'arbres comme zone refuge pour les populations d'*A. bipunctata*, en soulignant que malheureusement l'identification et la quantification des facteurs physiologiques, chronologiques et géoclimatiques déterminant le comportement migratoire, l'orientation et la découverte de gîtes par cette espèce étaient inconnus.

Ce type d'échange a été très bien étudié également dans le cas des diptères ravageurs de cultures. Ainsi, LEROI (1977),

montre que les adultes de la mouche du céleri, *Philophylla heraclei*, dont les larves effectuent des dégâts dans les champs de céleri (*Apium graveoleus*), ont besoin des arbres présents au voisinage de l'agrosystème pour assurer leur alimentation et leur reproduction. Les plantes-hôtes (céleri) ne jouent plus qu'un rôle d'attraction des femelles pondeuses, de stimulation de la production ovarienne et de support de ponte. Selon cet auteur, on ne peut *«rencontrer l'espèce que dans les milieux naturels ou cultivés qui présentent à la fois des plantes-hôtes et des arbres : c'est typiquement une espèce de paysage mixte avec zones ouvertes et zones boisées, de régions bocagères»*. Dès l'émergence, les adultes sont attirés et volent vers des silhouettes d'arbres bien marquées, le plus souvent au feuillage dense et sombre. Pour LEROI, il s'agit d'une attraction purement visuelle, dans la mesure où des arbres à feuillage léger ne sont jamais choisis.

BRUNEL (1977) retrouve le même type de comportement chez la mouche de la carotte (*Psilla rosae*). Comme dans le cas précédent, les mâles quittent la parcelle (culture de carotte) dès l'émergence et se dirigent vers des arbres. Ils ne seront plus attirés par la plante-hôte. Les femelles, quant à elles, ont des mouvements alternatifs de la culture aux arbres. La rencontre des sexes s'effectue toujours dans cette zone privilégiée qui, pour BRUNEL, aurait dû être mieux étudiée, l'analyse de la silhouette des arbres devant être complétée par celle de la «signature» de ceux-ci (la signature définirait la réflectance des longueurs d'onde dans le visible et l'infrarouge).

Ces faits sont importants. Si, comme on le pensait jusqu'à une date récente, la détection et l'identification de la plante-hôte chez de nombreux insectes phytophages est le fait de stimuli chimiques (kairomones végétales), les stimuli physiques ne doivent pas pour autant être négligés. ROBERT (1986) fait remarquer que les relations «optiques» plantes-insectes sont encore trop peu étudiées. PROKOPY et OWENS (1983) en arrivent ainsi à définir un nouveau domaine d'intervention en écologie : *«Description and analysis of the natural optical environment in term of the visual system of an animal is known as visual ecology, which presume that specialized visual system are of adaptative advantage to the animal possessing them. (...) How animal solve common visual problems is best understood when data on the physical environment is combined with data on animal behavior and on the morphology and physiology of visual systems»*.

Peut-être est-ce un moyen de progresser dans l'étude des stimuli qui déterminent ces orientations préférentielles d'insectes phytophages ou prédateurs vers des structures verticales silhouettées sur l'horizon et identifiables aisément désormais grâce à des techniques modernes du type télédétection ou scanner. Cette voie mérite d'être suivie par ceux qui s'intéressent aux échanges intersystèmes et à l'écologie du paysage.

Il résulte des faits précédents que les structures verticales, organisées d'une manière linéaire (haies) ou non (bosquets), paraissent jouer un rôle privilégié dans le paysage. Les échanges mis en évidence entre champ et haie, entre surface cultivée et zone d'inculture, semblent démontrer qu'il est bien difficile d'étudier l'un sans l'autre, et vice-versa, ce qui incite à penser qu'ils constituent les éléments de sous-systèmes, composantes d'un ensemble plus vaste : l'agroécosystème. Ceci explique en partie les interventions de LEFEUVRE, au département «Systèmes agraires et développement» (SAD)de l'INRA, visant à substituer désormais le terme d'*agroécosystème* à celui d'*agrosystème* pour bien montrer l'interdépendance évoquée ci-dessus.

Les propriétés «membranaires» des infrastructures linéaires en réseau déterminées par des structures verticales, arborescentes ou non, et des écotones au sens large n'ont pas été suffisamment étudiées. Certes, nous venons de montrer que certaines infrastructures, marquées par une strate arborescente, ont un caractère «attractif» et il conviendra de poursuivre ces investigations. Cependant, le rôle de barrière de quelques autres, présentant la particularité d'être coupées longitudinalement par une partie centrale «inhospitalière», comme les autoroutes par exemple, a été maintes fois évoqué à propos de la fragmentation qu'elles entraînent dans les populations de cervidés et des hiatus qu'elles induisent entre zone trophique, de croissance, et site de reproduction chez les batraciens. Des études comportementales très précises voient même le jour, comme celles de MADER (1987) sur le rôle relatif de barrière joué par les chemins ruraux pour différentes espèces d'araignées.

De même, dans le domaine des populations animales et végétales, les recherches portant sur les problèmes de perméabilité sélective, de flux et d'intensité d'échange, entre systèmes connexes (liés aux qualités des structures de transition que sont ces infrastructures et les écotones) sont loin d'être suffisamment développées. La prise en considération de ces structures de transition, et la réhabilitation du concept d'écotone, en suscitant de nouvelles recherches, viennent de mettre l'accent sur des propriétés inédites des structures en réseau, leur capacité de diffuser de l'information dans un espace, même inhospitalier, à partir d'«aires de contamination».

Ainsi, BUREL (1987) montre qu'à partir d'un espace forestier considéré comme source, les espèces de carabiques forestiers ne se dispersent pas de la même façon dans l'espace agricole. Elle a pu ainsi différencier trois groupes : les espèces strictement forestières, les espèces utilisatrices de la haie comme «péninsule», les espèces utilisatrices de la haie comme «corridor». Pour cet auteur, la cohérence du réseau et la qualité de l'infrastructure sont très importantes : les carabes forestiers occupent de préférence des ensembles fossés-talus à végétation herbacée dense et à strate arborescente non nulle. Les chemins creux constituent des voies de cheminement et des lieux de concentration importants pour ces espèces forestières : ils correspondent à des «corridors».

Ce concept de corridor qui, au cours des cinq dernières années, a donné lieu à de nombreuses publications ou communications dans des colloques internationaux, a lui-même permis de définir de nouvelles notions destinées à clarifier les propriétés de la structure et de l'organisation, ou des effets de la structuration. C'est ainsi que BAUDRY et MERRIAM (1987) distinguent :

— la «connectedness», ayant trait aux liens structuraux qui existent entre les différents espaces d'un paysage, qui peut être cartographiée et analysée à travers les éléments structuraux les plus pertinents (par exemple, pour un réseau bocager, la taille de ses mailles, sa longueur, le nombre de connexions, etc.).

— la «connectivity», paramètre du «fonctionnement du paysage» mesurant les processus par lesquels des sous-populations d'organismes peuvent être interconnectées pour former une unité démographique fonctionnelle, MERRIAM (1984) ayant démontré qu'une «métapopulation» est liée à un système paysager, et que son fonctionnement dépend des structures paysagères, en l'occurence d'un réseau de haies et de bosquets.

Échange et diffusion de l'information restent deux éléments-clefs pour comprendre comment peuvent se maintenir des populations végétales ou animales, comment peuvent se structurer et s'organiser des peuplements dans des systèmes fortement perturbés et changeants dans l'espace et dans le temps. On conçoit dès lors l'importance de l'étude du rôle des infrastructures : elles permettent de maintenir ou de favoriser ces processus d'échange et de diffusion.

3. *TRANSFERTS «OBLIGATOIRES» LIÉS À LA DYNAMIQUE DE L'EAU*

Ces processus ne concernent pas seulement les organismes vivants et les systèmes apparentés. En fait, de nombreux échanges existent entre des systèmes écologiques aussi différents que des champs cultivés, des forêts, des lacs, des rivières et le milieu marin. Une partie de ces échanges concerne des transferts de matières terrigènes ou organiques et d'ions et sont liés à la dynamique de l'eau.

Les travaux des pédologues et des hydrologues de l'INRA (MEROT *et al.*, 1976), présentés oralement dès 1974, ont montré que des quantités de pluies identiques, tombant sur des bassins versants de même surface, peuvent se traduire, selon la structuration de l'espace bocager ou non, par des variations importantes de débit en fonction du temps

A la suite de ces travaux, LEFEUVRE (1975) émettait l'hypothèse, dans le cadre de l'opération «Rance propre», qu'un fleuve étant fortement influencé par les milieux terrestres environnants, il convenait d'analyser le bassin versant en termes d'occupation des sols, de structuration et d'organisation de l'espace. Le lien entre les modalités de transfert des divers éléments perturbant la qualité de l'eau (particules terrigènes, substances nutritives, pesticides, matières organiques provenant des lisiers) et cette organisation spatiale, devait être établi afin d'analyser les causes de pollution diffuse et d'éventuellement proposer l'implantation de talus boisés pour lutter contre la dégradation de la qualité de l'eau. C'est sur de tels schémas qu'a été initiée la thèse de BAUDREY et BAUDRY-BUREL (1978). Si le non financement de l'opération «Rance propre» n'a pu permettre la vérification du postulat «liaison entre dégradation de la qualité de l'eau et déboçagisation», celui-ci a néanmoins considérablement influencé en termes de problématique toutes les études lancées par la suite sur la pollution diffuse en Bretagne.

En réalité, depuis longtemps, les hydrobiologistes avaient pressenti l'importance des liaisons entre systèmes écologiques terrestres et aquatiques. Pour HASLER (1974), la distinction proposée en 1927 par BIRGE et JUDAY entre lacs auto- et allotrophiques est à l'origine de l'idée que certains milieux aquatiques sont tributaires de sources extérieures *«for a supply of allochthonous solutes and particulate organic matter. This concept of «supply» represented and important step toward visualization of a dynamic and functionnal process limnology. The linkage between a water body and its drainage basin was basically the beginning of a new era in freshwater ecology»*. A partir de telles réflexions, s'est peu à peu élaborée une conception moderne des systèmes lacustres et des systèmes fluviaux.

En réalité, dès 1972, FISCHER et LIKENS (1972, *in* DECAMPS *et al.*, 1981) avaient précisé l'importance extraordinaire des divers types d'apports allochtones provenant des écosystèmes terrestres dans un écosystème aquatique formé par un ruisseau forestier. Ils évaluaient ces apports à 99,8 %. Par la suite de nombreux auteurs, dont WETZEL (1975, *in* DECAMPS *et al.*, 1981) ont estimé l'évolution relative de la matière organique, du phytoplancton, et des végétaux fixés d'un ruisseau et d'une rivière, ou bien d'une rivière organiquement polluée et d'un réservoir. Les résultats de ces recherches ont peu à peu ébranlé la «confiance» des hydrobiologistes vis-à-vis du concept d'écosystème. DECAMPS et NAIMAN (1988) en arrivent d'ailleurs à écrire *«la notion classique d'écosystème s'applique mal aux systèmes fluviaux étirés dans l'espace et le long desquels les rapports les plus variés se font et se défont entre des milieux aquatiques et terrestres plus ou moins interconnectés»*.

On peut considérer que deux grands courants de pensée ont peu à peu permis de passer de cette notion d'écosystème à celle de système fluvial (river system). Le premier d'entre eux, initié par ELTON dès 1927, a mis l'accent sur la notion de continuum. Cette idée a été reprise et enrichie par VANNOTE *et al.* (1980) qui ont fourni une description cohérente des changements écologiques observés en climat tempéré le long des réseaux hydrographiques. En fait, comme le font remarquer DECAMPS et NAIMAN (1988), cette notion de continuum fluvial reflète une réalité qui se matérialise depuis peu : les ruisseaux et les rivières constituent des systèmes longitudinalement solidaires dans lesquels, par suite de l'écoulement des eaux, la dynamique des systèmes situés en aval dépend des processus physicochimiques et biologiques qui se déroulent en amont. Mais cette notion de continuum n'est pas suffisante pour décrire les caractéristiques des grands fleuves ou prévoir leurs évolutions, naturelles ou provoquées par l'homme. Pour comprendre les systèmes fluviaux, il est donc indispensable de prendre en compte l'ensemble du système formé par la plaine inondable avec ses milieux aquatiques, semi-aquatiques et terrestres.

Les plaines alluviales (floodplains) apparaissent comme un ensemble complexe d'écosystèmes interactifs qui évoluent rapidement (AMOROS, 1987). Le fleuve n'est plus alors considéré uniquement dans sa seule dimension longitudinale qui, à travers le concept de système fluvial, privilégie les transferts unidirectionnels d'eau, de matière et d'énergie, du bassin versant et des affluents vers le cours principal du fleuve, mais à travers le concept d'hydrosystème, qui se fonde sur les échanges transversaux bidirectionnels entre le cours principal et les milieux de sa plaine alluviale. La dimension transversale est limitée à la plaine alluviale dans la mesure où celle-ci se comporte comme un réceptacle qui intègre, par un jeu complexe de processus réponses, l'ensemble des flux issus du bassin versant et leur évolution historique. La dimension verticale est représentée par les eaux souterraines de l'aquifère alluvial et leurs peuplements

Cette double conception a permis à AMOROS (1987) de proposer une organisation hiérarchisée des systèmes fluviaux, découpés en secteurs fonctionnels, selon *«la dynamique fluviale dont les causes sont la combinaison des structures tectoniques, de la pente de la plaine, du régime hydrique et de la charge alluviale transportée»*. Pour lui, les modes d'appropriation et d'utilisation de l'espace se différencient à ce niveau, lieu d'expression privilégié des conflits d'usages.

HASLER (1974) précise à propos des modalités de transferts entre milieux terrestres et aquatiques : *«this is the basis of the process of natural eutrophication which is relatively slow However the rate is enormously accelerated by human activities, which increase the flow of nutrients by such means as agricultural fertilization, erosion and the introduction of sewage»*.

Ces idées, confortant celle du pionnier LINDEMAN (1942), permettent de souligner l'originalité de la démarche des limnologistes, acteurs du développement de l'écologie du paysage. Ils ont su mettre l'accent sur les interrelations entre systèmes écologiques terrestres et aquatiques et analyser l'ensemble des activités humaines sur les bassins versants.

Cette perspective inédite a orienté également l'étude du fonctionnement de l'écosystème marin «Baie du Mont Saint-Michel». Dès 1975, LEFEUVRE avait regretté que le problème de cette baie ne soit pris en compte que par des biologistes marins négligeant souvent les trois faits importants suivants :

— la Baie est aussi l'estuaire de trois rivières (Sée, Sélune et Couesnon),

— l'envasement progressif de la Baie (1 million de m^3/an) crée un milieu terrestre spécifique d'une surface non négli-

geable : les herbus ou prés-salés,

— La Baie est en relation avec des marais «doux» d'une superficie importante (marais de Sougeal, du Mesnil, de Dol, etc.).

Ces «systèmes annexes» (rivières, marais, herbus) pouvaient jouer un rôle important dans le fonctionnement de la Baie. Cette dépendance éventuelle du milieu marin semble confortée par RETIERE (1979), montrant que cette zone du golfe normano-breton est la plus turbide de la Manche et par GUILLON (1980) précisant que, lors d'une marée de vive eau, 3 tonnes par hectares de particules fines peuvent se déposer sur les formations végétales à *Puccinellia*.

En effet, on comprend mal dans ces conditions comment un milieu marin, caractérisé par une production secondaire élevée dont une partie importante est exportée (1.250 t. d'huîtres, 8000 t. de moules, 1.600 t. de praires, 800 t. de seiches, poissons plats, bars, mulets etc.), peut continuer à produire si un problème de disfonctionnement (faible pénétration de la lumière) restreint la production primaire phytoplanctonique. Cette manière de poser le problème conduit à s'interroger sur les sources des matières organiques disponibles et notamment sur le rôle et l'importance des apports en provenance soit du large (milieu marin - mais la Baie apparaît de ce point de vue comme relativement indépendante), soit d'autres systèmes (prés salés, marais d'eau douce, rivières et leurs bassins

Dans une telle optique, le système marin apparaît comme l'un des éléments d'un complexe de systèmes écologiques interactifs très hétérogènes et ne pouvant être étudié que par des chercheurs s'intéressant à plusieurs milieux (terrestre, eau douce, saumâtre, marin...) (fig. 3)

Ce type de démarche permet également de réinsérer le fonctionnement d'une telle baie dans le corpus théorique proposé actuellement par les hydrobiologistes. En effet, selon KUZUCUOGLU (1985, 1986), et DANAIS et LEGENDRE (1986), les apports d'origine terrestre par les cours d'eau sont loin d'être négligeables (16 t.j^{-1} pour les nitrates ; 0,028 t. j^{-1} pour l'ammoniaque ; 0,167 t. j^{-1} pour le phosphore et 4.30 t. j^{-1} pour le carbone organique total). En fonction d'une possible réutilisation de substances nutritives par une microflore benthique importante répartie sur les 24.000 hectares de vasière, la Baie peut être considérée comme la partie basse estuarienne d'un système fluvio-maritime, élément du continuum.

Parallèlement, ces mêmes chercheurs ont montré l'existence d'échanges bidirectionnels entre les herbus et le milieu marin autorisant ainsi, dans une certaine mesure, à se référer à la notion d'hydrosystème. Il est important de souligner que, contrairement aux conclusions de nombreux chercheurs américains, dont ODUM (1980) pour qui les vastes prairies des côtes américaines à *Spartina alterniflora* et les marais côtiers salés «fertilisent», grâce à la matière organique qu'ils exportent, le milieu marin, les herbus du Mont-Saint-Michel équilibrent leurs échanges, ou bien apparaissent comme importateurs (KUZUCUOGLU, 1985, 1986 ; DANAIS et LEGENDRE, 1986). Ces travaux confirment ceux de WOLF *et al.* (1979) et de DANKERS *et al.* (1984), en apportant toutefois une nuance importante liée à la structure de la végétation : les schorres à *Obione* sont entièrement importateurs, alors que les schorres pâturés, dominés par la puccinellie, auraient un bilan légèrement exportateur. Vue sous cet angle, la production primaire des herbus ne semble donc pas «enrichir» le milieu marin. Par contre, l'importance des échanges entre zones exondables et inondées renforce l'homologie avec le système plaine alluviale-fleuve

Analysée comme un «continuum river system» ou un hydrosystème, la Baie reste délimitée essentiellement sur la base des niveaux atteints par les plus fortes marées des vives eaux. Le couplage de l'approche de type «transferts obligatoires liés à la dynamique de l'eau», avec celle des échanges intersystèmes grâce aux modèles animaux peut donner une autre image de l'espace fonctionnel «Baie». Ainsi, BEILLOIS *et al.* (1979) et LEGENDRE (1984) montrent, par une analyse biométrique de poissons marins, que la Baie constitue une «nurserie» pour le bar et de nombreux poissons plats, principalement les soles et les plies. Les migrations de poissons post-juvéniles et d'adultes reproducteurs réinsèrent le système «Baie» dans l'ensemble du golfe normano-breton. Si l'on considère les poissons migrateurs, tel le saumon qui fréquente les trois rivières Sée, Sélune, Couesnon, on renforce encore la cohérence sur le plan milieu aquatique, puisque les frayères de cette espèce peuvent être situées en tête de bassin lorsque le réseau hydrographique n'a pas été trop perturbé par des aménagements, tels les barrages.

Par contre, en utilisant les modèles *Anatidae* et *Anseridae* étudiés par SCHRICKE (1983), la structure spatiale s'organise différemment. La Baie est fréquentée en hiver par 22 espèces d'Anatidés parmi lesquelles dominent le canard colvert, le canard siffleur et la sarcelle d'hiver, et pour les Anséridés, la bernache cravant. La plupart de ces espèces sont stationnées pendant la période de repos sur un secteur «maritime» situé au voisinage de Tombelaine. Au cours de la nuit pour les Anatidés, et du jour pour les Anseridés, on assiste à un véritable partage de l'espace dû à la localisation des zones trophiques. L'analyse des déplacements et des échanges entre zones de repos et zones d'alimentation permet alors de montrer que les oiseaux structurent les herbus à travers leur positionnement pendant la période de prise de nourriture, mais intègrent également les marais d'eau douce localisés à la périphérie de la Baie et qui, curieusement, sont situés à l'intérieur de l'espace Baie tel qu'il était délimité au Flandrien par les anciens rivages.

Ces recherches confirment de très nombreux travaux, tels ceux de PIROT *et al.* (1984) en Camargue, de FOURNIER (1979) sur les marais de l'Ouest, de MARION (1982) sur Grand-Lieu, de CONSTANT *et al.* (1987, 1988) sur la Brière, de MAHEO et CONSTANT (1971) sur le golfe du Morbihan. Ils posent avec acuité la définition *d'espace hétérogène fonctionnel*, thème majeur de l'écologie du paysage, mais aussi préoccupation prioritaire de ceux qui, à travers un objectif de conservation de la nature, ont à prendre en compte les impacts réels de certains aménagements.

CONCLUSION

The whole is more than the sum of its parts

SMUTS, 1926
(*in* NAVEH et LIEBERMAN, 1984)

Au-delà de la présentation générale des différentes approches scientifiques relatives au paysage, les points de vue exposés formalisent la progression des idées au sein d'une équipe intéressée par l'analyse du fonctionnement des écosystèmes au sens large. Une telle évolution n'a rien d'original, elle est le fait de très nombreuses équipes françaises et étrangères qui, confrontées journellement avec la réalité du terrain, ont pu tester les limites des concepts et des théories guidant leur démarche. Ce faisant, elles ont sans le savoir, si l'on prend comme référence l'excellente mise au point effectuée lors de la table ronde d'Alberton Park (RISSER *et al.* 1984), épousé les thèses et les idées rassemblées et revendiquées actuellement par l'écologie du paysage.

Nous avons pu montrer en effet, en nous appuyant sur les synthèses récentes de FORMAN (1981, 1983), FORMAN et GODRON (1981, 1986), NAVEH et LIEBERMAN (1984), VINK (1983), RISSER *et al.* (1984), et URBAN *et al.* (1987), que l'écologie du paysage est née de plusieurs besoins simul-

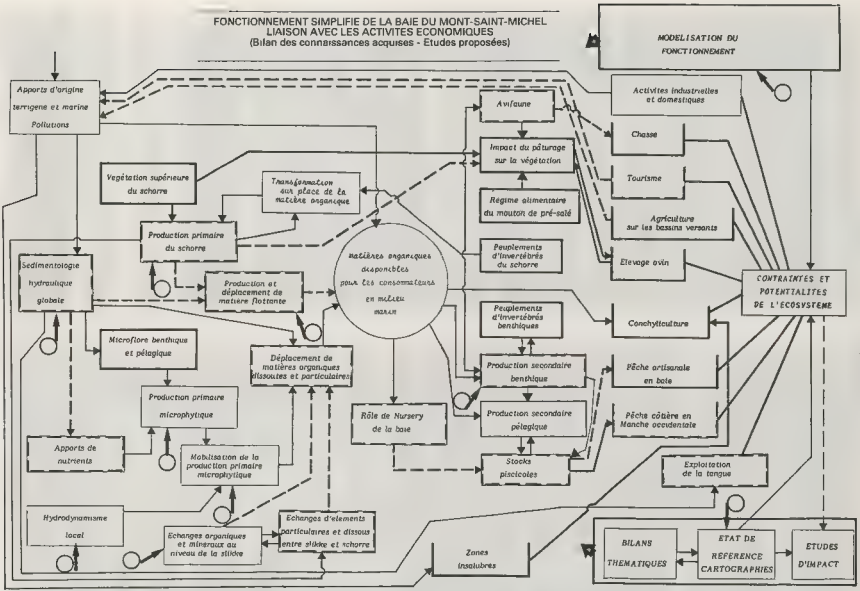

FIG 3. — Ecocomplexe «Baie du Mont Saint-Michel». L'organigramme ci-dessus presente un modele simplifié des interrelations entre différents compartiments du système «Baie du Mont Saint-Michel», tels qu'apparaissent, à la lumière des connaissances acquises, ces compartiments et leurs relations depuis les aspects les plus fondamentaux jusqu'aux recherches appliquées ou finalisées. Les données acquises (—) ou partiellement connues (–) sur les compartiments, ou sur les interrelations sont visualisées, ce qui permet de mettre en évidence les éléments restant à appréhender dont certains indiqués par des flèches correspondent au programme de recherche (d'après J.C. LEFEUVRE, M. DANAIS et C. LEGENDRE, non publié).

tanés : se placer à une nouvelle échelle de perception globale, «le paysage», défini comme entité spatiale (FORMAN, 1981), prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et son évolution temporelle, notamment sous l'influence des activités humaines, et privilégier l'étude des échanges intersystèmes. Le fonctionnement d'un système écologique peut alors être compris dans sa globalité. Nous avons démontré également que cette formalisation repose sur le rassemblement de concepts souvent très anciens, de courants d'idées portés par de nombreux scientifiques surtout dans les années soixante-dix : WATT (1947), LEVINS et Mac ARTHUR (1966), LEVINS (1968), WHYTE *et al.* (1969), Mac ARTHUR et WILSON (1967), LEVIN (1976), WIENS (1976), WHITTAKER et LEVIN (1977) et par des progrès d'ordre méthodologique, restés trop souvent dispersés.

Par ces deux biais, l'écologie du paysage peut donc apparaître comme un véritable paradigme si l'on reprend la définition de KUHN (1972 , *in* BLONDEL 1979) pour qui *«un paradigme surgit de l'éclatement de spécialités ayant déjà atteint une grande maturité, puis de la recombinaison de certains de leurs éléments constitutifs. C'est un corps de doctrine majeur, une théorie nouvelle issue de la remise en cause des grands dogmes, de la reformulation, voire de l'exhumation de vieilles idées en apparence démodées mais rajeunies et de la création de nouveaux concepts. Cette nouvelle doctrine dicte aux chercheurs les questions fondamentales auxquelles le but de la recherche est de répondre et impose une structure méthodologique».* Ce point de vue est aussi défendu par URBAN *et al.* (1987) : *«the study of landscape — its spatial pattern and how they develop — is presently emerging as a new discipline in the field of ecology».* Ce n'est ni le nôtre ni celui de RISSER *et al.* (1984) dont les conclusions nous semblent mieux poser le problème lorsqu'ils précisent *«although the need for a set of coherent principles about the ecological characteristics and behavior of landscape units has arisen from diverse theoretical and pratical viewpoints, no unifying theory as been developed and communicated... Landscape ecology is not a distinct discipline or simply a branch of ecology, but rather is the synthetic intersection of many related disciplines that focus on the spatial temporal pattern of the landscape».*

En réalité, aucun des concepts sur lesquels s'appuie l'écologie du paysage ne lui appartient en propre. Son apport le plus novateur réside dans l'identification d'un niveau d'organisation ou niveau d'intégration, équivalant aux unités territoriales d'aménagement ou de gestion, telles qu'elles sont conçues ou perçues par les hommes, ceci expliquant en partie la référence à la notion si ambiguë de paysage. Défini comme tel, l'espace pris en compte par l'écologie du paysage se place sensiblement au même niveau de perception écologique que celui du «secteur écologique», déterminé dès 1974 par LONG. Ce terme est repris par BLONDEL (1986) et correspond au «district écogéographique» de LEBRETON (1977) ou au «secteur fonctionnel» d'AMOROS (1987). Pour BLANDIN et LAMOTTE (1985), *«l'important est de considérer des espaces individualisés par un ensemble original d'interactions entre écosystèmes. Quelles que soient les raisons retenues pour les délimiter, il nous paraît commode de désigner ces systèmes d'écosystèmes par un même vocable, pour lequel nous proposons le terme d'écocomplexe. Il évoque la nature écologique — c'est-à-dire spatiale, temporelle et relationnelle — de ces assemblages d'écosystèmes qui représentent, à l'échelle des territoires, un niveau d'intégration supérieur».*

Si l'on considère que les sociétés humaines jouent à ce niveau d'observation un rôle essentiel dans la structuration et l'organisation du territoire, celui-ci peut être mis en parallèle avec le «terroir» ou le «pays», vocables utilisés par les géographes. Ainsi, l'écologie du paysage aurait pu être baptisée écologie de «pays», avec sans nul doute moins de remous et de débats. Pour nous, il s'agit en fait d'une écologie microrégionale, terme que nous utilisons pour la différencier des approches portant sur les entités géographiques désignées sous le nom de région (LONG, 1984 ; BLONDEL, 1986).

L'analyse porte simultanément sur la structuration, l'organisation, la manipulation de l'espace et la répartition spatiale dynamique des espèces végétales et animales en fonction des activités humaines. Pour l'instant, parmi les nombreux travaux se réclamant de l'écologie du paysage, la plupart traitent plus de l'écologie de certaines populations végétales ou animales dans le paysage et correspondent donc davantage à une approche population-environnement qu'à une approche systémique. Cette dernière nécessite l'analyse des réseaux de transferts et des échanges intersystèmes, qui seule permet de définir le niveau d'observation et de perception privilégié par l'écologie du paysage dans le continuum des niveaux d'organisation. Ce concept de continuum apparaît dans les théories synthétiques sur la complexité, telles celle des systèmes emboîtés (GAUTIER *et al.* 1978) ou celle de «hierarchy» (SIMON, 1962 ; ALLEN et STARR, 1982 ; O'NEILL *et al.* 1986). Cette insertion de l'écologie du paysage dans une vision globale hiérarchisée a également l'intérêt de renforcer l'idée suivante : le territoire, objet d'étude, ne peut être cerné à priori et figé dans ses contours, mais doit «se déterminer» par le biais d'une dialectique permanente entre les phénomènes biologiques et l'espace support considérés par définition comme éminemment changeants à toutes les échelles de temps.

En définitive, peu nous importe que l'écologie du paysage deviennent une discipline à part entière, capable de donner naissance à une théorie nouvelle unificatrice, car elle a engendré un débat des plus stimulants. Non seulement celui-ci a déjà permis une clarification des idées en matière d'espace, en nous obligeant à mener une réflexion sur des concepts nouveaux (infrastructures écologiques, corridors, grains, etc.) mais, surtout, il a réconcilié la science écologique et l'homme.

L'écologie du paysage, ou microrégionale, apparaît d'ailleurs comme l'une des approches les plus pertinentes pour transférer, dans le domaine de l'application, les connaissances nécessaires à l'évaluation des risques écologiques, à l'étude des impacts des aménagements et à la restauration des systèmes dégradés. C'est en fait le courant de pensée qui supporte le mieux l'idée de développement durable («sustainable use») et de gestion écologique du territoire que nous avons défini avec LONG (LEFEUVRE, 1981) comme étant l'ensemble des mesures qui favoriseraient le maintien d'une diversité des communautés d'êtres vivants et garantissaient une productivité globale élevée obtenue au meilleur coût énergétique, tout en satisfaisant au moindre coût économique les besoins sociaux, culturels et esthétiques diversifiés de la société.

Alors, l'écologie du paysage est-elle un mythe ou une réalité, concrétisée par l'élaboration d'une théorie inédite ? Qu'importe, l'essentiel est que ce débat d'idées contribue à la progression de l'écologie fondamentale et appliquée.

Remerciements

Nous tenons à remercier plus particulièrement P. BLANDIN pour les remarques apportées sur le fond, J. LE DUCHAT D'AUBIGNY, J.L. CHAPUIS pour la mise en forme et la présentation finale de l'article, F. BUREL et J. BAUDRY pour leur collaboration.

BIBLIOGRAPHIE

ACOT (P.), 1988. — *Histoire de l'écologie*. P.U.F. Ed., Paris, 285 p.

ALLEN (T.F.), STARR (T B), 1982. — *Hierarchy-perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press Ed., 310 p.

AMOROS (C.), 1987. — *Évolution des écosystèmes aquatiques abandonnés par les fleuves : Recherches méthodologiques appliquées à la gestion écologique des systèmes fluviaux*. Thèse de l'Université Claude Bernard, Lyon I, 44 p.

BAILLOT (S.), BRUNEL (E.), TREHEN (P.), 1976. — Comparaison des diptères produits et capturés dans une parcelle bocagère au moyen de nasses à émergence et de pièges jaunes : signification dans le processus de colonisation de l'espace. p. 359-375

BALENT (G.), 1987. — *Structure, fonctionnement et évolution d'un système pastoral. Le pâturage vu comme un facteur écologique piloté dans les Pyrénées centrales*. Thèse d'Etat, Université de Rennes I, 167 p

BARBAULT (R.), 1981. — *Écologie des populations et des peuplements*. Masson Ed., Paris, 200 p.

BARNAUD (G.), 1976. — *Contribution à l'étude du fonctionnement des landes de l' Arrée. Intérêt de l'analyse de la distribution spatio-temporelle de quelques peuplements arthropodiens dans la compréhension des effets de versant*. D.E.A. d'Ecologie, Université de Rennes I, 85 p

BARNAUD (G), CANARD (A.), GEORGES (A.), RICHARD (L.), 1980. — Données actuelles sur les invertébrés des landes armoricaines : aspect global. *Bull Ecol.*, 11, p. 433-455.

BARR (C.), BENEFIELD (G.), BUNCE (B.), RIDSDALE (H.), WHITTAKER (M), 1986. — *Landscape changes in Britain*, Institute of Terrestrial Ecology Ed., The Lavenham Press Limited, 27 p.

BARTOWSKI (T.), 1984. — The relation between landscape ecology and landscape perception. Vol. 1, p. 113-116, *in* : J BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning*. Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRuc Ed.

BAUDRY (J.), BAUDRY-BUREL (F.), 1978. — *Contribution à la connaissance écologique du bassin versant de la Rance*. Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 213 p.

BAUDRY (J.), BAUDRY-BUREL (F.), 1982. — La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. *Oecol. Applic.*, 3, p. 177-190.

BAUDRY (J), BAUDRY-BUREL (F.), 1984. — Landscape project : «Remembrement» : landscape consolidation in France Landscape. *Plann.*, 11, p. 235-324.

BAUDRY (J.), MERRIAM (H.G.), 1987. — Connectivity and connectedness : functional versus structural patterns in landscapes (1 p. non paginée), in : *Connectivity in landscape ecology*. Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Münster, R.F.A., 19-24 July, 1987.

BEGUIN (C.), GEHU (J.M.), HEGG (O.), 1979. — La symphytosociologie : une approche nouvelle des paysages végétaux. *Doc. Phytosoc.*, 4, p. 49-68.

BEILLOIS (P), DESAUNAY (Y.), DOREL (D.), LEMOINE (M.), 1979. — *Nurseries littorales de la Baie du Mont Saint-Michel et du Cotentin Est* Rapport ISTPM, 23 p.

BENOIT (M.), 1982. — Pour une analyse logique de la localisation des actions agricoles. Position de recherche. *in : Activités agricoles : espace, parcelle et paysage INRAP*, 29, p. 49-53.

BERDOULAY (V.), PHIPPS (M.) (Eds.), 1985. — *Paysage et système*. Université d'Ottawa Ed., 195 p

BERG (P.), 1977. — Genetic engineering : challenge and responsability. *Ambio*, 6, p. 253-260

BERKALOFF (A.), NAQUET (R.), DEMAILLE (J.), 1987. — *Biologie 1990, Enjeux et problématiques*, C N R S. Ed., 109 p.

BEROUTCHACHVILI (N.), BERTRAND (G.), 1978. — Le géosystème ou «systèmes territorial naturel». *R.G.P.S.O.*, 49 p. 167-180.

BERTRAND (G), 1978. — Le paysage entre la nature et la société. *R.G.P.S.O.*, 49, p. 239-258.

BERTRAND (G.), 1982. — Construire la géographie physique. *Herodote*, 26, p. 90-116.

BLANDIN (P.), BARBAULT (R.), LECORDIER (C.), 1976. — Réflexion sur la notion d'écosystèmes : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7, p. 391-410.

BLANDIN (P.), LAMOTTE (M), 1985. — Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. p. 139-162, *in* M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE, *Fondements rationnels de l'aménagement d'un terntoire*, Masson Ed., Paris, 173 p.

BLONDEL (J), 1979 — *Biogéographie et écologie*. Masson Ed., Paris, 173 p.

BLONDEL (J.), 1986. — *Biogéographie évolutive*. Masson Ed , Paris, 221 p.

BOURLIÈRE (F.), 1956. — Conséquences biologiques dues à la présence de la myxomatose. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 3-4, p. 123-151.

BOURLIÈRE (F.), 1979. — Préface, *in* : J. BLONDEL, *Biogéographies et écologie*, Masson Ed., Paris, 173 p.

BOURLIÈRE (F.), LAMOTTE (M.), 1978. — La notion d'écosystème. p 1-16, *in* : M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE, *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*, Masson Ed., Paris, 345 p.

BRANDT (J.), AGGER (P), (Eds.), 1984. — Methodology in landscape ecologcal research and planning. *Proceeding of the first international seminar of the International Association of Landscape Ecology (IALE)*, Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRuc Ed., Vol. 1 : 118 p., Vol. 2 : 150 p , Vol. 3 : 153 p., Vol. 4 : 171 p., Vol. 5 : 235 p.

BRUNEL (E.), 1977. — Etude de l'attraction périodique de femelle de *Psila rosae* par la plante-hôte et influence de la végétation environnante. *Coll. int. C.N R.S..*, 265, p. 375-389.

BRUNEL (E.), LEFEUVRE (J.C.), MISSIONNIER (J.), ROBERT (Y.), TREHEN (P.), 1980. — La faune du bocage. *B.T.I.*, 353/355, p. 725-767.

BUREL (F.), 1987. — Biological patterns and structural patterns in agricultural landscapes (1 p. non paginée), *in* : *Connectivity in landscape ecology*. Summaries of the second international Association of Landscape Ecology (I A L.E.), Münster, R.F.A., 19-24 July, 1987.

BUTET (F.), 1987. — *Approche de la relation animal-végétation à travers un modèle rongeur. Le régime alimentaire d'une population de mulots sylvestres* (Apodemus sylvaticus *L., 1758) dans une lande incendiée en cours de recolonisation*. Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 216 p.

CACHAN (P), 1983. — Utilisation des Carabes pour évaluer la transformation de l'espace. *C.R. Réflexion sur la notion d'indicateurs biologiques* Unité d'Ecodéveloppement, I N.R.A., S.A.D., Paris, inédit.

CACHAN (P.), MARTIN (M), 1972. — Étude préliminaire des populations de quelques espèces de Carabes dans les terres cultivées de la région lorraine. *Bull. ENSALA*, Nancy, 14, p. 3-12.

CACHAN (P.), NGUYEN-THI-THU-CUC, CLEMENT (A.), 1975. — Rôle des carabiques dans les biocénoses cultivées de Lorraine. *Bull. ENSALA*, Nancy, 17, p. 31-43.

CaSTRI (F. di), HANSEN (A.J.), HOLLAND (M.M.) (Eds.), 1988. — *A new look at ecotones : emerging international projects on landscape boundaries* Biology International Spec. issue 17, Eds IUBS-UNESCO MAB SCOPE, 163 p.

CHAMBON (J.P.), 1982. — Recherches sur les biocénoses céréalières. Incidence à long terme des rotations maïs-blé sur les niveaux de populations d'insectes ravageurs. *Agronomie*, 2, p. 373-378.

CANARD (A.), 1984. — *Contribution à la connaissance du développement, de l'Écologie et de l'Écophysiologie des Araneides des landes armoricaines.* Thèse d'État, Université de Rennes I, 389 p.

CHAPUIS (J.L.), 1979. — *Le régime alimentaire du lapin de garenne,* Oryctolagus cuniculus (L. 1758), dans deux habitats contrastés une lande bretonne et un domaine d'Ile de France. Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 210 p

CHAPUIS (J L.), 1980. — Analyse de la distribution spatiale du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.), sur une lande bretonne. *Bull. Ecol.*, 11, p. 571-585.

CHAPUIS (J.L.), LEFEUVRE (J.C.), 1980. — Évolution saisonnière du régime alimentaire du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.), en lande : résultats de deux ans d'analyse. *Bull Ecol.*, 11, p. 587-597.

CHATELIN (Y.), 1986. — Avant-propos. p. I-3, *in* Y. CHATELIN et G. RIOU, *Milieux et paysages*, Masson Ed., Paris, 154 p

CHATELIN (Y.), RIOU (G.), 1986. — *Milieux et paysages*, Masson Ed., Paris, 154 p.

CHESSEL (D.), 1981. — The spatial autocorrelation matrix. *Vegetatio*, 46, p. 177-180.

CLAVREUL (D.), 1984. — *Contribution à l'étude des interrelations paysages/peuplements faunistiques en région de grande culture : Les conséquences de l'intensification agricole sur les peuplements de Coléoptères carabiques et d'oiseaux dans le Noyonnais (Oise).* Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 317 p.

CLAVREUL (D.), 1987. — Les conséquences de l'intensification agricole sur les peuplements de Coléoptères carabiques et d'Oiseaux dans le Noyonnais (Oise). *in : Biologie et gestion des populations d'Oiseaux*, Coll. S.R.E T.I E. (Min Env.), *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, suppl. 4, p. 116-117.

CLEMENT (B.), 1978. — *Contribution à l'étude phytoécologique des Monts d'Arrée. Organisation et cartographie des biocénoses, évolution et productivité des landes.* Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 260 p

CLEMENT (B.), 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse d'État, Université de Rennes I, 320 p.

CLEMENTS (F.E.), 1897. — Peculiar zonal formations of the Great Plains. *Am Nat*, 31, p 968

CLOAREC (J.), 1984. — Des paysages. *Études rurales*, 95/96, p. 267-290.

CMAK (J.), 1982. — Biosocioloqy and «biologically active spaces» problems in the researches of landscape units (1 p. non paginée), *in : Ecosystem Approach to the (Agricultural) Landscape.* VIth International Symposium on Problems of Landscape Ecological Research, Prestany, Czechoslovakia, 25-30 Oct. 1982, Slovak Academy of Sciences, Bratislava, CSSR.

CMAK (J.), 1984. — A research of landscape as biologically active space. Vol. 1, p. 81-89, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning.* Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRue Ed

COLETTE (J.), 1975. — Dénombrement de passereaux nicheurs dans le bocage normand. IIème partie : Réactions spécifiques à un état transitoire de remembrement. *Le Cormoran*, 3, p. 31-49.

COLETTE (J.), 1978. — Dénombrement de passereaux nicheurs dans le bocage normand. IIIème partie : Effets immédiats du remembrement. *Le Cormoran*, 3, p. 44-53

COLETTE (J.), 1983. — Quelques effets du remembrement sur les passereaux du bocage normand. *Le Cormoran*, 5, p. 44-49.

CONSTANT (P.), EYBERT (M.C.), MAHEO (R.), 1976 a. — Avifaune reproductrice du bocage de l'Ouest, p. 327-331, *in : Les bocages : Histoire, Écologie, Économie*, Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S., Université de Rennes (Eds.), 586 p.

CONSTANT (P.), RICHARD (M.A.), BOIVINEAU (R.), 1976 b. — Les micromammifères du bocage de l'Ouest p. 333-338, *in : Les bocages : Histoire, Écologie, Économie*, Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S., Université de Rennes (Eds), 586 p.

CONSTANT (P.), BONNET (P.), EYBERT (M C.), HEDIN (J.), 1987. — Importance des zones humides de la dépression bretonne pour l'avifaune aquatique. I. Reproduction et estivage. *Bull. Ecol.*, 18, p. 169-182.

CONSTANT (P.), BONNET (P.), EYBERT (M C.), HEDIN (J.), 1988. — Importance des zones humides de la dépression bretonne pour l'avifaune aquatique. II. Hivernage et période internuptiale. *Bull. Ecol.*, 19, p. 13-22

CORILLION (R.), 1971. — *Carte de végétation de la France au 200.000. Notice détaillée des feuilles armoricaines. Phytogéographie et végétation du Massif armoricain.* C.N.R.S. Éd., Paris, 1 vol., 197 p.

COUTURIER (A.), ROBERT (P.), 1956. — Orientation «astronomique» et détérminisme de la direction des grands vols chez *Melolontha melolontha. C.R Acad. Sci. Paris*, 242, p. 3121-3124.

COUTURIER (A.), ROBERT (P.), 1958. — Recherches sur les migrations du hanneton commun (*Melolontha melolontha*). *Ann. Epiphytes*, p. 257-329.

COUTURIER (A.), ROBERT (P.), 1962. — Observations sur le comportement du hanneton commun (*Melolontha melolontha*). *Rev. Zool. Agric.*, 61, p. 99-108

DAGOGNET (F.), 1982. — *Mort du paysage ? Philosophie et esthétique du paysage.* Coll., Lyon, 1981, Champ Vallon Ed., 239 p.

DANAIS (M.), LEGENDRE (C.), 1986. — *La Baie du Mont Saint-Michel. Premier bilan du fonctionnement.* Rapport C.E E. Environnement - IRIEC - ENSM, 34 p.

DAJOZ (R.), 1971. — *Précis d'écologie.* Dunod Ed. (2ème Ed), Paris, 434 p.

DANKERS (N.), BINSBERGEN (M.), ZEGERS (K.), LAANE (R.), RUTGERS (M. Van der), 1984 — Transportation of water, particulate and dissolved organic and inorganic mater between a salt marsh and the Ems-Dollard Estuary, The Netherlands. *Estuarine, Cossal and Shelf Science*, 19, p. 143-165.

DECAMPS (H.), CAPBLANCQ (J.), CASANOVA (H.), DAUTA (A.), LAVILLE (H.), TOURENQ (J.N.), 1981. — Écologie des rivières et développement : l'expérience d'aménagement de la Vallée du Lot. *in : Écologie et développement.* Journées scientifiques 19-20 septembre 1979, Paris, C.N.R.S. Ed., p. 219-234

DECAMPS (H.), NAIMAN (R.J.), 1988. — Pourquoi une écologie des paysages fluviaux ? (sous presse) : 20 p

DEFFONTAINES (J.P.), 1982. — Activité agricole, espace et paysage : Analyse fondée sur le fonctionnement de l'activité agricole au niveau de l'exploitation. *in : Activités agricoles : espace, parcelle et paysage. INRAP*, 29, p. 3-24.

DELETTRE (Y.), 1975. — *Éléments de la dynamique d'une population de* Parasnnitta sp. cannata *(Strenzke)* affinis (Diptera, Chironomidae) *dans une formation pionnière de la lande armoricane.* Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 74 p.

DEMPSTER (J.P.), 1963. — The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biol Rev.*, 38, p. 490-529

DEN BOER (P.J.), 1981. — On the survival of population in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia*, 50, p. 39-53.

DEVEAUX (D.), 1976. — Répartition et diversité des peuplements en carabiques en zone bocagère et arasée. p. 377-384, *in : Les bocages : Histoire, Ecologie, Economie*, Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S., Université de Rennes (Eds.), 586 p.

DEVEAUX (D.), 1978. — *Recherches sur la répartition spatio-temporelle des peuplements en carabiques (Col.* Carabidae*) en zones bocagères.* Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 264 p

DELAUNAY (G.), 1977. — *Contribution à l'étude des orthoptères des zones d'incultures. Étude d'une population de* Myrmeleotettix maculatus. D.E.A. Ecologie, Université de Rennes I, 103 p.

DION (R.), 1981. — *Essai sur la formation du paysage rural français*. Duner Éd., Paris, 168 p.

DOLLFUS (O.), 1982. — L'écologie est morte, vive l'écologie ! *Hérodote*, 26, p. 23-39.

DUBOST (F.), 1983. — Les paysagistes et l'invention du paysage. *Sociologie du travail*. 4, p. 432-445.

DUVIGNEAUD (P.), 1980. — *La synthèse écologique*. Doin Éd., Paris, 280 p.

DUVIGNEAUD (P.), DENAEYER-DESMET (S.), 1976. — Structure, fonctionnement et productivité des écosystèmes terrestres *in : Leçons et Séminaires d'Écologie quantitative*, ORIO et VIGNERON Eds., Université de Venise, E4, p. 1-205.

ELTON (C.S.), 1927. — *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson Eds. London, 204 p.

EYBERT (M.C.), 1985. — *Dynamique évolutive des passereaux des landes armoricaines. Cas particulier : Étude d'une population de Linotte mélodieuse* (Acanthis cannabina). Thèse d'État, Université de Rennes I, 336 p.

FORGEARD (F.), 1987. — *Les incendies dans les landes bretonnes : Caractéristiques et conséquences sur la végétation et le sol*. Thèse d'État, Université de Rennes I, 357 p.

FORMAN (R.T.T.), 1981. — Interaction among landscape elements a core of landscape ecology. p. 57-64, *in : Perspectives in landscape ecology*. S.P. THALLINGII & A.A. DE VEER (Eds.), Pudoc, Wageningen.

FORMAN (R.T.T.), 1983. — Corridors in a landscape : their ecological structure and function. *Ekology CSSR*, 2, p. 375-387.

FORMAN (R.T.T.), 1987. — Patch shape : a key ecological controller in the landscape. (1 p. non paginée), *in : Connectivity in landscape ecology*. Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Münster, R.F.A., 19-24 July, 1987.

FORMAN (R.T.T.), GODRON (M.), 1981. — Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience*, 31, p. 733-740

FORMAN (R.T.T.), GODRON (M.), 1984. — Landscape ecology principles and landscape function. Vol. 5, p. 4-15, *in* : I. BRANDT & AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning*. Proceedng of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRuc Ed.

FORMAN (R.T.T.), GODRON (M.), 1986. — *Landscape ecology*. Wiley et Sons Ed, New-York, 619 p.

FOUCAULT (B. de), 1984. — *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques*. Thèse d'État, Université de Rouen, 675 p.

FOURNIER (O.), 1979. — Le complexe écologique littoral du sud de la Vendée. *Bull. O.N.C.*, 24, p. 16-20

FROCHOT (B.), 1979. — Une étude de l'effet de lisière : dénombrement des oiseaux nicheurs sur un quadrat en lisière de forêt et de culture. *Le Jean le Blanc*, 18, p. 1-18.

FROCHOT (B.), 1987 a. — Synergism in bird communities : a method to study edge effect. *Oecol. Gener.*, 2, p. 253-258.

FROCHOT (B.), 1987 b. — Étude quantitative de l'effet de lisière sur les populations d'oiseaux : définitions et principes méthodologiques. *in : Biologie et gestion des populations d'oiseaux*. Coll. S.R.E.-T.I.E. (Min. Env.), *Rev: Ecol. (Terre Vie)*, suppl. 4, p. 7-15.

FRONTIER (S.), 1983. — *Stratégies d'échantillonnage en écologie* Masson Ed , Paris, 494 p.

GAUTIER (J.Y.), LEFEUVRE (J.C.), RICHARD (G.), TREHEN (P.), 1978 — *Ecothérologie*. Masson Ed., Paris, 166 p

GEHU (J.M.), 1974. — Sur l'emploi de la méthode phytosociologique sigmatiste dans l'analyse, la définition et la cartographie des paysages. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 279, p. 1167-1170.

GEHU (J.M.), 1977. — Le concept de sigmassociation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques. *Vegetatio*, 34, p. 117-125.

GEHU (J.M.), 1979. — Pour une nouvelle approche des paysages végétaux : la symphytosociologie. *Bull. Soc bot. Fr. 126 Lettres bot.*, 2, p. 213-233

GEORGE (P.), 1974. — *Dictionnaire de la géographie*. P.U.F. Ed., Paris, 145 p.

GEORGES (A.), 1979. — *Étude d'une zone rurale marginale : les landes de Lanvaux*. Thèse Doc. Ing., Université de Rennes I, 325 p

GLOAGUEN (J.C.), 1977. — Application de quelques méthodes mathématiques à l'étude phytosociologique et écologique des landes bretonnes. *Botanica Rhedonica*, 15, p. 11-18.

GOLLEY (F.B.), 1987. — Introducing landscape ecology. *Landscape Ecology*, 1, p. 1-3

GODRON (M.), POISSONET (J.), 1975. — Phyto-écologie et aménagement cynégétique. Cas d'une région : la Sologne. p.108-117, *in : Phyto-écologie et aménagement du territoire*, G. LONG. Ed. Masson, Paris.

GREIG-SMITH (P.), 1952. — The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of the plant communities. *Ann. Bot. N.S.*, 16, p. 293-316.

GRUNER (L.), 1973. — Recherches sur le comportement, au cours de sa vie imaginale de *Phyllophaga pieei* B1. (*Coleoptera : Scarabaeidae*). *Ann. Zool. Ecol Anim.*, 5, p. 385-424.

GRUNER (L.), 1975. — Étude de l'activité des adultes de divers *Scarabéidae* antillais au moyen de piégeages lumineux et chimiques. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 7, p. 399-423.

GUEGUEN (A.), 1976. — *Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. Cas particulier de* Chrysochraon dispar. Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 176 p.

GUEGUEN (A.), DELAUNAY (G.), 1980. — Écologie et bioénergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* dans une formation pionnière de lande armoricaine. *Bull. Ecol.*, 11, p 497-511

GUEGUEN (A.), FORGEARD (F.), LEFEUVRE (J.C.), 1977. — Répartition d'un peuplement orthoptérologique en fonction des unités de végétation dans une séquence de lande. *Botanica Rhedonica*, 15, p. 19-27.

GUEGUEN (A.), LEFEUVRE (J.C.), FORGEARD (F.), TOUFFET (J.), 1980. — Analyse comparée de la dynamique de la restauration du peuplement d'Orthoptères et du peuplement végétal dans une zone brûlée de lande. *Bull. Ecol.*, 11, p. 747-764.

GUILLON (L.M.), 1980. — *Les moutons de prés salés en Baie du Mont Saint-Michel*. D.A.A., E.N.S.A. Nancy, 101 p

GUINOCHET (M.), 1973. — *Phytosociologie*. Masson Ed., Paris, 227 p

GUYON (E.), 1981. — Exposé sur la physique : percolation et matière en grains. *C.R. Acad. Sci., Paris*. p. 27-45.

GUYON (E.), ROUX (S.), 1987. — Les matériaux hétérogènes. *La Recherche*, 18, p. 1050-1058

GUYOT (G.), SEGUIN (B.), 1976. — Influence du bocage sur le climat d'une petite région. p. 131-136, *in : Les bocages : Histoire, Écologie, Économie*, Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S., Université de Rennes (Eds.), 586 p.

HANSEN (A.J.), CASTRI (F. di), NAIMAN (R.J.), 1988 — Ecotones : what and why ? *in : A new look at ecotones : emerging international projects on landscape boundaries*. CASTRI, F. di, A.J. HENSEN & M.M. HOLLAND Eds., *Biology international*, 17, p. 9-46.

HASLER (A.D.), 1974. — *Coupling of land and water systems*. Springer-Verlag Ed , Munchen, 309 p.

HEMPTINNE (J.L.), 1985. — Les stes d'hivernation de la coccinelle *Adalia bipunctata* en Belgique. *Oecol. Applic.*, 6, p. 3-13.

HEULIN (B.), 1984. — *Contribution à l'étude de la biologie des populations de* Lacerta vivipara *: stratégies démographiques et utilisation de l'espace dans une population du massif forestier de Paimpont.* Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 251 p.

HOUTE de LANGE (S.M. ten), 1984. — Effects of landscape structure on animal population and distribution dynamics. Vol. 1, p 19-31, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning.* Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRue Ed.

HOVASSE (H.), PERELMAN (R.), 1975. — Le paysage rural et régional. Contribution à la methodologie des études d'aménagement. *La Documentation française*, p 1-129

HUBERT (B.), LECLERC (B.), 1983. — Cow-watching on a full-graze pasture. Poster presented at the Symposium *Plants-Herbivores*, Lund, Suède, August 1983, non publié.

HYNEK (A.), 1982. — Geography in landscape ecology (Vol. I, non paginé), *in* : *Ecosystem Approach to the (Agricultural) Landscape.* With International Symposium on Problems of Landscape Ecological Research, Piestany, Czechoslovakia, October 25-30 Oct 1982, Slovak Academy of Sciences Ed., Bratislava, CSSR

IPERTI (G.), 1978. — Influence des principaux facteurs du climat sur le comportement de vol d'une coccinelle aphidiphage *Semiadalia undecimnotata. Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 10, p. 387-399

IPERTI (G.), 1985. — Ecobiologie des coccinelles aphidiphages : les migrations. *Les Colloques de l'I.N.R.A.*, 36, p. 107-120.

IPERTI (G.), 1986. — Les coccinelles de France. *Phytoma Défense des cultures*, p. 14-22.

JARRY (M.), 1984. — *Histoire naturelle de la bruche du haricot dans un agrosystème du Sud-Ouest de la France. Contribution à l'étude de la structure et de la dynamique des populations d'*Acanthoscelides obtectus *dans les stocks et les cultures de* P. vulgaris. Thèse d'Etat, Université de Paul, 182 p.

JULVE (P.), 1985 a. — Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Coll. Phytosoc., XIII Bailleul 1985*, p. 65-84.

JULVE (P.), 1985 b. — Compte-rendu de la session de terrain de l'association amicale internationale de phytosociologie du 16 au 19 septembre 1983 : Symphytosociologie dans la région Nord -Pas de Calais. *Doc. Phytosoc. N.S.*, 9, p. 151-173

KLOPFER (P.H.), 1972. — *Habitats et territoires des animaux* Gauthier-Villars Ed., Paris, 151 p.

KORMONDY (E.J.), 1969. — *Concepts of ecology.* Prentice-Hall, New-Jersey, W.D. Mac ELROY et C.P. SWANSON Eds , 209 p

KUZUGUOGLU (C.), 1985. — *Les bassins versants de la Baie du Mont Saint-Michel. I. Aspects géographiques et hydrologiques* Rapport Université de Rennes I, M.N.H.N. Paris, 33 p.

KUZUCUOGLU (C.), 1985. — *Les bassins versants de la Baie du Mont Saint-Michel. II. Apports en matières particulaires et dissoutes.* Rapport Université de Rennes I, M.N.H.N. Paris, 44 p

LACOSTE (Y.), 1982. — Editorial : Les écologistes, les géographes et les «écolos». *Hérodote*, 26, p. 3-22.

LANDSCAPE ECOLOGY. — Revue trimestrielle, F.B. GOLLEY (Ed.), SPB Academic Publishing, The Hague, 1987, 1 (i), p. 1-73.

LEBRETON (Ph.) (Ed.), 1977. — *Atlas ornithologique Rhône-Alpes. Les oiseaux nicheurs rhônalpins.* CORA et D.P.N. Eds., 353 p.

LECHAPT (J.P.), 1975. — *Biocénose des talus armoricains. Contribution à l'étude des insectes hétéroptères du chêne : exemple du chêne émondé.* D.E.A., Université de Rennes I, 88 p

LE DUC (J.P.), 1976. — Rapaces nocturnes et densité de bocage. p. 339-342, *in* : *Les bocages : Histoire, Ecologie, Economie*, Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S ; Université de Rennes I (Eds.), 586 p.

LEGAY (J.M.), DEBOUZIE (D.), 1985. — *Introduction à une biologie des populations.* Masson Ed., Paris, 149 p.

LEGENDRE (C.), 1984. — *La pêche artisanale sur le domaine intertidal de la Baie du Mont Saint-Michel.* Rapport C.E.E., Min. Environnement, 120 p.

LEFEUVRE (J.C.), 1975.— *Opération Rance propre. VIème plan.* Rapport C.R.E.B.S., Université de Rennes I, 12 p.

LEFEUVRE (J.C.), 1980. — Génèse et présentation du colloque (Colloque franco-anglais sur l'écologie des Landes). *Bull. Ecol.*, 11, p. 135-146

LEFEUVRE (J.C.), 1981. — Les études scientifiques, un préalable indispensable à la restructuration foncière et à l'aménagement des zones agricoles bocagères. p. 169-192, *in* : *Ecologie de développement*, Journées scientifiques, 19-20 septembre 1979, Paris, C.N.R.S. Ed., 468 p.

LEFEUVRE (J.C.), 1988. — Les enjeux du bocage. *Forêt-Entreprise*, 52, p. 9-15.

LEFEUVRE (J.C.), DAMOUR (L.), CHEVALLIER (C.), 1984. —La recherche : un préalable à la mise en valeur des marais de l'Ouest. p. 35-53, *in* : Coll. *Les journées du littoral*, La Rochelle, C.R.D.P. Ed., Poitiers, 114 p.

LEFEUVRE (J.C.), LECLERC (B.), 1984. — Spatial heterogeneity and agrosystems. Vol. 5, p. 45-52, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning.* Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRue Ed.

LEFEUVRE (J.C.), MISSONNIER (J.), ROBERT (Y.), 1976. — Caractérisation zoologique. Ecologie animale (des bocages). Rapport de synthèse, p. 315-326, *in* : *Les bocages : Histoire, Ecologie, Economie*, Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S., Université de Rennes (Eds.), 586 p.

LEFEUVRE (J.C.), RAFFIN (J.P.), BEAUFORT (F. de), 1981. —Protection, conservation de la nature et développement. p. 31-98, *in* : *Ecologie et développement*, Journées scientifiques, 19-20 septembre 1979, Paris, C.N.R.S. Ed., 468 p.

LEMEE (G.), 1978 — *Précis d'écologie végétale*. Masson Ed., Paris, 285 p.

LEPART (J.), LESCARRE (J.), 1983. — La succession végétale, mécanismes et modèles. Analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14, p. 133-178.

LEROI (B.), 1977. — Relations biocénotiques de la mouche du céleri, *Phylophylla heraclei* L. : nécessité des végétaux complémentaires pour les populations vivant sur le céleri. *Coll. Int C.N.R.S.*, 265, p. 404-410.

LEVIN (S.A.), 1976. — Population dynamic models in heterogeneous environments. *Ann. Rev Ecol. Syst.*, 7, p. 287-310.

LEVINS (R.), 1968. — *Evolution in changing environments.* Princeton Univ. Press Ed

LEVINS (R.), Mac ARTHUR (R.H.), 1966. — The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment : Variations on a theme by Howard Levene. *Am. Nat.*, 100, p. 585-589.

LINDEMAN (R.L.), 1942. — The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, p.

LIZET (B.), RAVIGNAN (F. de), 1987. — *Comprendre un paysage -Guide pratique des recherches* I.N.R.A. Ed., 147 p

LONG (G.), 1974-1975. — *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire*. 2 tomes, Masson Ed., Paris, (Le tome II en collaboration avec Ph. DAGET, M. GODRON, J.L. GUILLERM, M. MARLANGUE, J. POISSONET)

LONG (G.), 1985 — Phyto-écologie et aménagement rural. p. 57-97, *in* : M. LAMOTTE, *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*, Masson Ed., Paris, 175 p.

Mac ARTHUR (R.H.), WILSON (E.O.), 1967. — *The theory of island biogeography* Princeton Univ. Press Ed., 203 p

MADER (H J), 1987. — The signification of paved agricultural roads as barriers to ground dwelling arthropods. (1 p. non paginée), *in* : *Connectivity in landscape ecology*. Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A L.E), Munster, R.F.A., 19-24 July, 1987.

MAHEO (R.), CONSTANT (P.), 1971. — L'hivernage des Anatidés de surface en Bretagne méridionale, du Golfe du Morbihan à l'estuaire de la Loire : relations entre zones de remise et zones de gagnage. *L'Oiseau et R.F.O.*, 41, p. 203-224.

MANDER (U), JAGOMAEGI (J), KUELVIK (M), 1987. — Network of conpensative areas as an ecological infrastructure of territories (1 p. non paginée), *in* : *Connectivity in landscape ecology*. Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I A.L.E.), Münster, R.F.A., July 19-24, 1987.

MARION (L.), 1982. — Liste des milieux à protéger en France dans le cadre de la Directive du Conseil de la C.E.E. sur la Conservation des Oiseaux sauvages. *Penn ar Bed*, 13, p. 97-121.

MASSOUD (Z.), PRAT (B.), 1980. — Étude des communautés de Collemboles dans un sol forestier. I. Structure et peuplement. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 17, p. 199-216.

MASSOUD (Z.), PRAT (B.), 1981. — Étude des communautés des Collemboles dans un sol forestier. II. Évolution du peuplement. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18, pi. 59-76.

MEROT (Ph.), CARNET (C.), MONTEX (J L.), PIGNAULT (F.), RUELLAN (A.), 1976. — Rôle du bocage dans la circulation de l'eau. *Bull. français de Pisciculture*, 261, p. 208-219

MERRIAM (G.), 1984. — Connectivity a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. Vol. 1, p. 5-15, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning*. Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRue Ed

MICIAM (L), 1982. — A systems approach to landscape and the sciences realizing it with a special aspect to the system of geographical sciences. Vol 1 : non paginé, in : *Ecosystem Approach to the (Agricultural) Landscape*. VIth International Symposium on Problems of Landscape Ecological Research, Piestany, Czechoslovakia, October 25-30 Oct. 1982, Slovak Academy of Sciences Ed., Bratislava, CSSR.

MOISAN (H.), 1982. — L'approche parcellaire : Enseignements et suggestions à partir d'une recherche en cours dans les villages lorrains. *in* : *Activités agricoles : espace, parcelle et paysage INRAP*, 29, p. 25-47.

NAVEH (Z.), 1984. — Towards a transdisciplinary conceptual framework of landscape ecology. Vol. I, p. 35-45, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning*. Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRue Ed.

NAVEH (Z.), LIEBERMAN (A.S.), 1984. — *Landscape ecology Theory and application*. Springer-Verlag Ed., München, 356 p.

NEURAY (G.), 1982. — *Des paysages. Pour qui ? Pourquoi ? Comment ?* Presses agronomiques de Gembloux Ed., 589 p

NOTTEGHEM (P.), 1987. — Incidences de la structure d'un bocage sur l'avifaune au cours d'un cycle annuel (Autunois-Charolais). *in* : *Biologies et gestion des populations d'oiseaux*. Coll. S.R.E.-T.I.E. (Min. Env.), *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, suppl. 4, p. 97-105

ODUM (E.P.), 1957. — The ecosystem approach in the teaching of ecology illusrrated with samples class data. *Ecology*, 38, p. 531-535.

ODUM (E.P.), 1971. — *Fundamentals of ecology*. 3rd. ed., Saunders Ed., Philadelphia, 574 p. (1st ed., 1973 ; 2nd ed. 1959).

ODUM (E P), 1980. — The status of three ecosystem-level hypothesis regarding salt marsh estuaries : tidal subsidy, outwelling and detntus-based food chains. p. 485-495, *in* : V. KENNEDY, *Estuarine respectives*. Academkic Press, New-York.

ODUM (H.T), 1983. — *Systems ecology*. J. WILEY and Sons Ed., New-York, 644 p.

O'NEILL (R.V.), DeANGELIS (D.L.), WAIDE (J.B.), ALLEN (T.F H.), 1986. — *A hierarchical concept of ecosystems* Princeton University Press, 253 p

OPDAM (P.), 1984. — Methodological preblems in interdisciplinary landscape studies. Vol. 2, p. 5-14, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning* Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRue Ed.

OPDAM (P.), 1984. — Populations in fragmented landscape : a review (1 p. non paginé), *in* : *Connectivity in landscape ecology* Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Münster, R.F.A., 19-24 July 1987.

OUVRAGE COLLECTIF, 1976. —*Les bocages. Histoire, Ecologie, Economie*. Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S., Université de Rennes (Eds), 586 p

OUVRAGE COLLECTIF, 1980. — Colloque sur l'écologie des landes, Université de Rennes, 2-7 juillet 1979, *Bull. Ecol* , 11, 1-809 p.

OUVRAGE COLLECTIF, 1983. — Le pa'ysage, une façon de vivre. *Pour*, 89 p. 1-89

OUVRAGE COLLECTIF, 1983. — Des paysages. *Annales de la Recherche Urbaine*, 18/19, 1-158 p.

OUVRAGE COLLECTIF, 1986. — *Pour une politique du paysage* Assises Nationales du Paysage, 11-13 oct. 1984, Aix-les-Bains, Fédération Française du Paysage. Ed., Versailles, 168 p.

PARCEVEAUX (de) (S), GUYOT (G.), 1980. — Biocli matologies et aménagement du bocage. *B.T.I.*, 353-355, p. 631-656

PAYSAGE ET AMÉNAGEMENT. — Revue trimestrielle, Dir. Publ. P. FENOUIL, Lavoisier-Abonnements Ed., Paris.

PHIPPS (M.), 1984. — Rural landscape dynamics : the illustration of some key concepts. Vol. 1, p. 47-54, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning*. Proceeding of the first international semnar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRuc Ed

PHIPPS (M), BERDOULAY (V.), 1985. — *Paysage, systèmes, organisation*. p. 9-19, *in* : V. BERDOULAY & M. PHIPPS, *Paysage et système*. Univ. Ottawa Ed., 195 p.

PIELOU (E.C.), 1975. — *Ecological diversity*, J. Wiley et Sons Ed., New-York, 165 p.

PINET (J.M), DEMONT (D.), ROUSSEL (P.), 1973. — Diversité écologique et aménagement rural. *Géomètre*, 5, p. 1-8.

PIROT (J.Y.), CHESSEL (D), TAMISIER (A.), 1984. — Exploitation alimentaire des zones humides en Camargue par cinq espèces de canard de surface en hivernage et en transit : Modélisation spatio-temporelle. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39, p. 167-192

PITTE (J R.), 1983. — *Histoire du paysage français. Le Sacré : De la préhistoire au 15ème siècle*. Tallandier Ed., Paris, 224 p

POLLARD (E.), 1968. — Hedges. III. The effect of removal of the bottom flora of a hawthorn hedgerow on the *Carabidae* of the hedge bottom. *J. Appl. Ecol.*, 5, p,. 125-139.

PREOBRAZENSKY (V.S.), 1984. — Trends of development of landscape ecology in the USSR. Vol. 5, p. 17-27, *in* : J. BRANDT & P. AGGER, *Methodology in landscape ecological research and planning*. Proceeding of the first international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Roskilde, Denmark, 15-19 Oct. 1984, Roskilde Universitetsforlag GeoRuc Ed

PRODON (R.), 1968 —*Dynamique des systèmes avifaune-végétation après déprise rurale et incendies dans les Pyrénées méditerranéennes siliceuses*. Thèse d'Etat, Université de Paris VI, 333 p.

PROKOPY (R.J.), OWENS (E.D.), 1983. — Visual dsetection of plants by herbivorous insects. *Ann. Rev. Ent.*, 28, p. 337-364.

RAMADE (F.), 1974. — *Éléments d'écologie appliquée* Ediscience/McGraw-Hill Ed., Paris, 522 p.

RETIÈRE (C.), 1979. — *Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton.* Thèse d'État, Université de Rennes I, 431 p.

RICHARD (L.), 1982. — *Contribution à l'étude des Coléoptères de lande. Évolution d'un peuplement après incendie.* Thèse 3ème cycle, Université de Rennes 1, 148 p.

RISSER (P.G.), KARR (J.R.), FORMAN (R.T.T.), 1984. — Landscape ecology, directions and approaches. *Illinois Natural History Survey.* Special publication, 2, p. 1-18.

ROBERT (Y.), 1976. — Distribution des pucerons de la pomme de terre en zone bocagère et aradée. p. 419-441, *in : Les bocages : Histoire, Écologie, Économie*, Rennes, 5-7 juillet 1976, INRA, C.N.R.S., Université de Rennes I (Eds.), 586 p.

ROBERT (P.C.), 1986. — Les relations plantes-insectes phytophages chez les femelles pondeuses : le rôle des stimulus chimiques et physiques. Une mise au point bibliographique. *Agronomie*, 6, p. 127-142

ROZÉ (F.), 1986. — *Le cycle de l'azote dans les landes bretonnes* Thèse d'État, Université de Rennes I, 292 p.

SCHREIBER (K.F.), 1984. — In memoriam : Prof. Dr. Ernest Neef *I.A.L.E. Bulletin* 2, p. 4-5.

SCHRICKE (V.), 1983. — *Distribution spatio-temporelle des populations d'Anatidés en transit et en hivernage en Baie du Mont Saint-Michel, en relation avec les activités humaines.* Thèse 3ème cycle, Université de Rennes I, 299 p.

SERRE (M.), 1985. — *Les cinq sens.* Grasset Ed., Paris, 381 p.

SIMON (H.A.), 1962. — The architecture of complexity. *Proc. Am Philos. Soc.*, 106, p. 467-482.

TANSLEY (A.G.), 1935. — The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16, p 284-307.

THIELE (H.V.), 1977. — *Carabid beetles in their environments.* Springer Verlag. Ed., München, 362 p.

TJALLINGII (S.P.), de VEER (A A.), (eds.), 1982. — *Perspectives in landscape ecology* Proceeding of the International Congress 6-11 April, The Netherlands, Centre for Agricultural Publishing and Documentation Wageningen Ed., 344 p.

TOUFFET (J.), 1980. — Recherches phytoécologiques sur les landes armoricaines. Travaux effectués depuis 1973. *Bull. Ecol.*, 11, p 251-258.

TOUFFET (J.), ROZÉ (F.), 1980. — La végétation dans les paysages bocagers de Bretagne. *B.T.I.* 353/355, p. 691-723.

TRICART (J.), 1979. — L'analyse de système et l'étude intégrée du milieu naturel. *Annales de Géographie*, 490, p. 705-714

TRICART (J.), 1982. — Géographie/écologie. *Herodote*, 26, p. 47-66

TROADEC (J.P.), BIDEAU (D.), GIRAUD (G.), GUYON (E.), 1985. — Percolation, propriétés électriques et géométriques des mélanges désordonnés. *L'onde électrique*, 65, p. 13-33.

URBAN (D.L.), O'NEILL (R.V.), SHUGART (H.H., Jr.), 1987. —Landscape ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *BioScience*, 37, p. 119-127.

VAN AMSTEL (A.R.), SCHOORL (E.F.), 1987. — Upgrading of ecological structure at the landscape level (1 p. non paginée), *in : Connectivity in landscape ecology.* Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Münster, R.F.A., 19-24 July 1987.

VAN EMDEN (H.F.), 1964. — The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. *Scientific Horticulture*, 17, p. 121-133.

VAN EMDEN (H.F.), 1965. — The effect of uncultivated land on the distribution of cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) on an adjacent crop. *J. Appl. Ecol.*, 2, p. 171-196.

VAN SELM (A.J.), 1987 a. — Ecological infrastructure on a national scale ? (1 p. non paginée), *in : Connectivity in landscape ecology.* Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Münster, R.F.A., July 19-24 1987.

VAN SELM (A.J.), 1987 b. — Ecological infrastructure : a conceptual framework for designing habitat networks. (1 p. non paginée), *in : Connectivity in landscape ecology.* Summaries of the second international seminar of the International Association for Landscape Ecology (I.A.L.E.), Münster, R.F.A., 19-24 July, 1987.

VANNIER (G.), 1985. — Modes d'exploitation et de partage des ressources alimentaires dans le système saprophage par les microarthropodes du sol. *Bull. Ecol.*, 16, p. 19-34.

VANNOTE (R.), MINSHALL (G.W.), CUMKMINS (K.W.), SEDELL (J.R.), CUSHING (C.E.), 1980. — The river continuum concept., *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 37, p. 130-137.

VINK (A.P.A.), 1983. — *Landscape ecology and land use.* D.A. Davidson Ed., Longman, London, 264 p

WAKELAND (C.), 1934. — The influence of forested areas on Pea filed populations of *Bruchus pisorum. J. Econ. Ent.*, 28, p. 981-986.

WATT (A.S.), 1947. — Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35, p. 1-22.

WIEBER (J.C.), 1981. — Etude du paysage et (ou ?) analyse écologique. *Travaux de l'Institut de Géographie de Reims*, 45-46, p. 13-23.

WHITTAKER (R.H.), LEVIN (S.A.), 1977. — The role of mosaic phenomena in natural communites. *Theor. Popul. Biol.*, 12, p. 117-139.

WHYTE (L.L.), WILSON (A.G.), WILSON (D.) (Eds.), 1969. — *Hierarchical structures.* Elsevier Science Publ. Ed., New-York.

WIENS (J.A.), 1976. — Population responses to patchy environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 7, p. 81-120

WOLFF (W.J.), Van EDEN (M.J.), LAMMENS (E.), 1979. — Primary production and import of particulate organic matter on a salt marsh in The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, 13, p. 242-255.

Bull. Ecol, t. 19, 4, 1988, p. 523-530

STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE DES PAYSAGES : Cas des bocages

par Jacques BAUDRY

Institut National de la Recherche Agronomique
Département de Recherche sur les Systèmes Agraires et le Développement,
«Le Robillard» Lieury — 14170 SAINT-PIERRE-SUR-DIVES

MOTS-CLÉS : Bocage - Écologie du paysage - Peuplement - Érosion

KEY-WORDS : Erosion - Hedgerow networks - landscape ecology - species assemblages.

RÉSUMÉ
(Article de synthèse)

En s'appuyant sur le cas des bocages, l'auteur montre l'intérêt de considérer le paysage comme niveau d'organisation en écologie. C'est seulement à ce niveau que peuvent être mis en évidence les effets de la structure spatiale des réseaux de haies et les interactions entre haies. Ces interactions affectent particulièrement la composition spécifique L'accent est mis sur l'importance de la dynamique de la structure spatiale des paysages dans l'étude de l'évolution des processus écologiques. Partant du cas de l'érosion hydrique, on montre l'importance de la congruence entre patrons spatiaux (sol et réseau) dans le contrôle des flux d'eau dans le paysage.

Dans la discussion, l'importance d'une stratégie d'échantillonnage permettant la mise en évidence de phénomènes écologiques à différents niveaux d'organisation est soulignée. L'écologie du paysage apparaît également comme l'un des moyens de mieux intégrer un point de vue écologique dans les opérations d'aménagement.

SUMMARY
(Review scientific paper)

Structure and ecological functionning of landscapes : the case of hedgerow network landscapes

The importance of landscape as a level of organization in ecology is exemplified by the case of hedgerow network landscapes. It is only at that level that effects of spatial structure and of interactions among hedgerows can be shown. These interactions are of overriding importance in terms of species composition. The importance of landscape spatial structure dynamics in changes in ecological processes is emphasized. From the case of water erosion, the role of congruence between spatial patterns (soil and network) in the control of water fluxes in a landscape is pointed out.

In the discussion, the importance of a sampling strategy allowing to show ecological phenomena at various levels of organization is pinpointed. Landscape ecology appears to be, also, a way for a better integration of ecological standpoint in planning processes.

L'écologie du paysage est, depuis la fin des années 70, un champ de recherche en pleine expansion, comme en témoigne le nombre de communications y faisant référence au dernier colloque de la Société Internationale d'Ecologie (INTECOL, 1986). La notion de paysage n'a jamais été étrangère à l'écologie ; elle est intégrée dans les travaux de WATT (1949), de WHITTAKER (1967) pour les études de peuplements végétaux, notion reprise par LIKENS et BORMAN (1975) et ROMME (1982). Dans le domaine abiotique, ODUM (1969) y fait référence pour l'étude de bassins versants. Des géographes comme RICHARD (1975) et TRICART (1979) ont souligné les liens étroits entre les notions de paysage et d'écosystème.

En fait, l'expression écologie du paysage a été introduite par TROLL en 1938 (NAVEH & LIEBERMAN, 1984), trois ans après que TANSLEY ait introduit le terme d'écosystème. Cependant, jusqu'à ces dernières années, le paysage n'avait que rarement été un objet d'étude de la part des écologistes. C'est le colloque de VELDHOVEN (TJALLINGII & de VEER, 1981) qui marque le démarrage de l'écologie du paysage «moderne». Maintenant qu'il existe une association internationale (International Association for Landscape Ecology), une revue internationale (Landscape Ecology) l'existence de l'écologie du paysage, en tant que discipline autonome, me paraît être un fait acquis (on trouvera dans la contribution de J.C. LEFEUVRE et G. BARNAUD une discussion sur les problèmes posés par l'adoption de ce terme en France).

L'écologie du paysage considère le développement et la dynamique de l'hétérogénéité spatiale, les interactions et les échanges entre éléments du paysage ; elle étudie les structures spatiales induites par cette hétérogénéité, leur influence sur les processus biotiques et abiotiques, ainsi que l'aménagement et la gestion de ces structures (modifié de RISSER *et al.*, 1984). Le paysage est donc vu comme un niveau d'organisation écologique pour lequel les patrons spatiaux sont des descripteurs privilégiés (FORMAN & GODRON, 1981 ; BAUDRY & MERRIAM, 1987).

Dans cette communication, j'appuierai mon développement sur les recherches récentes concernant les bocages. Ces paysages constituent le cas exemplaire d'un renouveau important de la recherche, grâce à l'introduction des concepts de l'écologie du paysage ; alors que les travaux sur ce

type de milieu s'étaient pratiquement arrêtés, suite à l'Action Concertée Bocage (INRA *et al.*, 1976 ; B.T.I., 1980) en France et aux travaux de POLLARD *et al.* (1974) en Grande Bretagne. Ces recherches avaient pour objets d'étude essentiels les éléments du paysage (haies, en particulier) pris un à un et les interactions entre un champ et une haie. Pour les travaux se situant au niveau du paysage (CONSTANT *et al.*, 1976), l'échelle d'étude était telle que les haies n'étaient pas distinguées ; quand elles l'étaient (WILLMOT, 1980), les auteurs ne se sont pas intéressés aux relations entre haies. De toute évidence, les concepts permettant de considérer les structures spatiales ont manqué aux chercheurs (zoologistes en particulier, cf. LEFEUVRE *et al.*, 1976) pour passer de l'écologie de la haie à celle du bocage

L'utilisation du modèle bocage en écologie du paysage a été facilitée par la distinction très marquée entre les éléments (haie/champ) et la structure du réseau. Les impacts écologiques et agronomiques de la transformation de ces paysages (INRA *et al.*, 1976) et les potentialités d'appliquer rapidement les résultats de la recherche (BAUDRY & BUREL, 1984 ; FORMAN & BAUDRY, 1984) contribuent également à l'intérêt de l'étude des bocages.

Trois points seront essentiellement abordés :

— Les relations entre composition spécifique des haies et structures spatiales.

— La dynamique des structures spatiales.

— La congruence entre les patrons spatiaux d'un paysage.

I — STRUCTURES SPATIALES DU BOCAGE ET COMPOSITION SPÉCIFIQUE DES HAIES

Dire que le paysage est un niveau d'organisation dont l'étude est pertinente pour l'écologue, c'est poser l'hypothèse que les éléments qui constituent ce paysage ne sont pas indépendants les uns des autres, qu'ils sont en interaction (FORMAN, 1981 ; RISSER *et al.*, 1984).

L'existence de ces interactions peut être testée. Pour la composition spécifique, on peut poser l'hypothèse nulle selon laquelle les espèces présentes dans une haie ne dépendent pas de la position de celle-ci dans le paysage ; l'hypothèse alternative étant qu'il y a dépendance entre haies.

Ces hypothèses ont été testées dans le New-Jersey (données non publiées de BAUDRY & FORMAN). Les bocages d'Amérique du Nord fournissent un modèle intéressant, car leur origine est connue. Ce sont soit des haies spontanées, soit des haies ou bande-abri (shelterbelt) plantées à une date connue. De ce fait, un certain nombre de perturbations dues à l'histoire sont éliminées.

Site d'étude

Les résultats présentés proviennent de deux réseaux de haies, l'un comportant 60 haies et 7 bois relictuels, l'autre 58

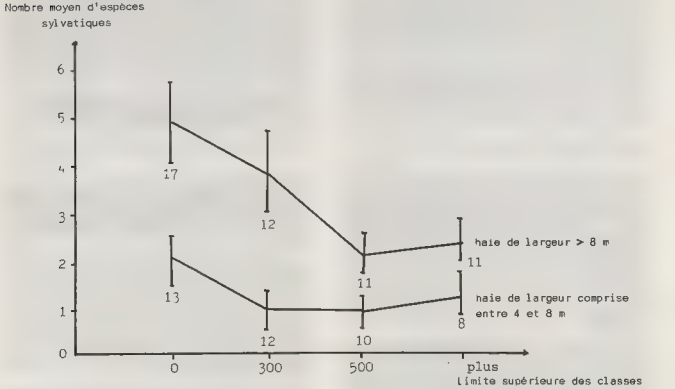

FIG. 1. — Effet de la distance aux bois et de la largeur sur la richesse de haies en plantes sylvatiques. (données recueillies dans le New-Jersey par BAUDRY et FORMAN) Les barres verticales représentent l'erreur standard et les nombres les effectifs des classes.

haies et 6 bois. Lors du défrichement de la fin du XVIIIe siècle, il ne restait aucune végétation spontanée entre les bois. L'abandon de l'élevage a conduit à la colonisation des clôtures par des espèces ornitochores (*Prunus avium* et *serotina*, en particulier). Ces haies ne sont pas entretenues et s'étendent en largeur, jusqu'à 10-15 mètres. Les deux réseaux, séparés par 500 mètres, couvrent respectivement 460 ha (15,5 km de haies) et 570 ha (14,7 km de haies). Ils sont situés sur schiste rouge à 10 km à l'Ouest de NewBrunswick.

Les objectifs des études

L'objectif principal concernait la colonisation des haies par les espèces sylvatiques à partir des bois relictuels, zones sources. L'hypothèse posée était que la composition floristique des haies varie avec la distance aux bois. On s'est également intéressé à la répartition des espèces près des intersections entre haies. Le détail du protocole d'étude sera publié par ailleurs. Il est décrit dans BAUDRY (1985).

Les résultats

a) Effet de la distance aux bois

Le nombre de moyens d'espèces sylvatiques décroît quand on s'éloigne des bois (Fig. 1). Cet effet est surtout sensible pour les haies larges (plus de 6 mètres entre les dernières raies de labour des champs situés de part et d'autre).

On retrouve ici le fait que la composition floristique d'une haie (caractère plus ou moins sylvatique) est fonction de sa structure, ce qui a déjà été mis en évidence par ROZE (1978). D'autre part, elle est fonction de la place de la haie dans le paysage, de la distance aux sources de colonisation possible. (Nous ne considérons pas que ce paysage soit en état d'équilibre, les processus de colonisation peuvent continuer plus avant). Il y a effet simultané de deux niveaux d'organisation, la haie et le réseau (Fig. 1).

Quand on considère les espèces une à une, on constate un effet distance aux bois important ; ainsi, *Geum canadense* est présente dans 60 % des haies situées à moins de 150 m d'un bois et dans seulement 25 % des haies situées à plus de 500 m. Cette décroissance est aussi importante pour *Galium aparine* (24 et 13 %), *Impatiens capensis* (57 et 26 %)... Certaines espèces ne sont présentes que dans des haies directement connectées à des bois : *Viburnum acerifolium, Podophyllum peltatum, Polygonatum biflorum, Smilacina racemosa.*

b) Effet de connexion entre haies

La figure 2 montre l'importance de l'effet de voisinage sur la composition spécifique des haies. L'effet de structure est net, mais ne s'exprime que si l'espèce est présente dans une haie voisine. Il n'y a que rarement plus d'espèces sylvatiques dans une haie qu'il n'y en a dans le plus riche des éléments connectés. Des haies ayant une structure favorable (grande largeur, boisement dense) ne peuvent abriter aucune espèce sylvatique si elles sont isolées d'une source, c'est-à-dire seulement connectées à des haies pauvres (Tab. I).

Dans ce cas, la connectivité spatiale (toutes les haies sont au moins connectées à une autre haie) n'assure pas automatiquement une connectivité biologique, ici processus de déplacement des espèces dans le paysage (sur ce problème cf.

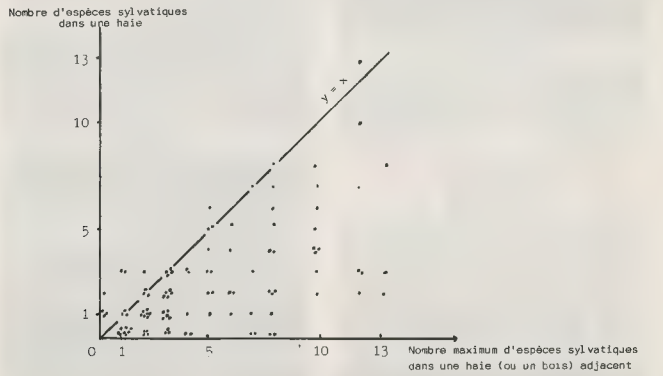

FIG. 2. — Effet de voisinage sur la richesse des haies en espèces sylvatiques (données de BAUDRY et FORMAN, New-Jersey).

TABLEAU I

Colonisation des haies larges connectées à des haies pauvres en espèces sylvatiques (données de BAUDRY et FORMAN)

0 : L'espèce ne peut pas être présente à cause de la distance maximale de colonisation
- . L'espèce pourrait être présente (potentielle) mais ne l'est pas
+ : L'espèce est effectivement présente
• Espèce présente dans un élément adjacent autre qu'une haie (friche)

(Seules les espèces potentiellement présentes sont listées)

ESPÈCE \ HAIE	M6	J8	J18	J28	J29	J31	J32	J52	J56	% Effective / potentielle
Viburnum prunifolium	—	+	8	+	+	+	+	—	—	55,5
Sambuscus canadensis	+	—	—	—	—	+•	+	+	—	37,5
Geum canadense	+	0	—	—	+	—	—	—	—	25,0
Cornus florida	—	—	—	—	—	—	—	—	+	11,1
Impatiens capensis	—	—	—	—	—	—	+•	—	—	0
Galium aparine	—	—	—	—	0	0	0	—	—	0
Viburnum dentatum	0	0	—	0	0	—	—	0	—	0
Circea quadrisulcata	—	0	0	0	0	—	—	0	0	0
% effective / potentielle	28,6	20,0	0	16,7	40	16,7	33,3	16,7	14,2	18,5

BAUDRY, 1984 ; MERRIAM, 1984 ; BAUDRY & MERRIAM, 1987).

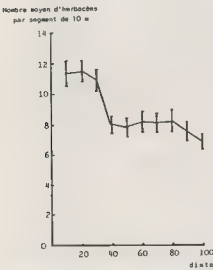

FIG. 3. — Effet de la distance à l'intersection entre trois haies sur la richesse totale de ces haies en espèces herbacées (données de BAUDRY et FORMAN, New-Jersey).

c) Effet intersection entre haies

L'étude de la composition spécifique des haies sur une longueur de 100 m dans des segments de 10 m, autour de 10 intersections de haies (30 haies) met en évidence une plus grande richesse spécifique près de l'intersection (Fig. 3). L'effet de seuil entre 30 et 40 m peut être dû aux brèches situées à ce niveau pour le passage des machines agricoles.

CONCLUSION

De ces quelques résultats, il ressort que plusieurs paramètres structuraux peuvent intervenir pour réguler la composition spécifique d'une haie.

— La structure de la haie elle-même.

— L'intersection de haies.

— La connexion entre haies (qui n'implique pas nécessairement un effet intersection tel que décrit ci-dessus).

— La distance aux sources d'espèces.

Les effets des trois derniers paramètres ne pouvaient être mis en évidence qu'en considérant le paysage comme niveau d'organisation. La haie ne doit pas être considérée comme une entité fonctionnellement isolée des haies et bois voisins.

Les résultats présentés ici ont été confirmés par des études menées en Ontario sur les micromammifères (MERRIAM, 1984 ; FAHRIG *et al.*, 1983), en Bretagne sur les plantes ligneuses (BAUDRY, 1985) et sur les carabiques (BUREL, 1987 a et b).

II — LA DYNAMIQUE DES STRUCTURES SPATIALES BOCAGÈRES

Il ressort des résultats présentés ci-dessus que la structure spatiale et ses modifications jouent un rôle prépondérant dans le maintien, l'apparition, la disparition de nombreux processus biologiques. Sans entrer dans le détail d'une analyse spatiale des bocages, dont les principaux résultats ont été présentés par ailleurs (BAUDRY & BUREL, 1985), il me faut présenter les deux principaux descripteurs : la connectivité spatiale et le grain du paysage.

La connectivité spatiale (BAUDRY, 1984 ; BAUDRY & MERRIAM, 1987) est le nombre de connexions entre haies dans un paysage. Plus elle est importante, plus les déplacements des espèces circulant le long des haies seront facilités.

Le grain du paysage (GODRON & FORMAN, 1987) caractérise la taille et l'hétérogénéité de la taille des mailles bocagères (Fig. 4). C'est une indication sur le micro-climat interne à ces mailles (GUYOT & VERBRUGGHE, 1976) et sur les possibilités d'échanges entre haies parallèles (BAUDRY & MERRIAM, 1987).

A B

FIG. 4. — Variation du grain du paysage pour une même longueur de haie. En A, les parcelles bocagères ont des superficies plus hétérogènes qu'en B

Les géographes ont reconnu diverses formes de bocages (MEYNIER, 1970 ; PALIERNE, 1975) ; les éventuelles différences de fonctionnement biologique entre ces bocages restent à explorer.

La structure de ces bocages change avec le temps (NOTTEGHEM, 1986 ; RACKHAM, 1986) et ce de façon parfois brutale, comme lors des remembrements. L'évolution actuelle va dans le sens d'une augmentation de la taille des grains et une diminution de la connectivité spatiale. Il y a diminution des fréquences d'interactions entre éléments du paysage qui deviennent spatialement et fonctionnellement isolés. En ce sens, on peut parler d'une désorganisation des paysages bocagers. L'analyse des modifications des peuplements consécutifs à ces changements serait nécessaire pour en évaluer les impacts sur différents pas de temps (à quelle vitesse diminue la richesse spécifique d'une haie isolée, d'un bocage destructuré ?). Le problème est compliqué par le fait que les changements de structure s'accompagnent de modifications dans les techniques agricoles employées dans les champs adjacents (passage au labour, à de nouvelles cultures) et dans l'entretien des haies (taille mécanique, feu, herbicides...) qui sont de nature à avoir des impacts biologiques négatifs.

III — LIAISONS ENTRE LES PATRONS SPATIAUX DANS UN PAYSAGE : BOCAGE ET CIRCULATION DE L'EAU

Le réseau bocager n'est qu'un des éléments cartographiables du paysage ; il existe également des structures dues à la distribution des sols, au réseau hydrographique, à la mosaïque des cultures, à la répartition de l'habitat... On doit s'interroger sur les relations entre les différents patrons spatiaux associés à ces structures : sont-ils indépendants les uns des autres ou existe-t-il là aussi quelque forme d'organisation ? Quelles sont les interactions «entre la nature et la société» (BERTRAND, 1978) qui font le paysage ? D'autre part, il faut s'interroger sur les processus écologiques liés aux éventuelles congruences.

Circulation de l'eau et structure d'un réseau bocager : PALIERNE (1975) a qualifié d'organiques les bocages dont les talus coïncident avec les limites majeures de sols (bordure de plateau, de talweg...).

Cette liaison étroite entre la structure du bocage et la distribution des sols et le relief donne au bocage un rôle déterminant dans le contrôle de l'écoulement de l'eau (CARNET, 1976).

Les phénomènes érosifs qui apparaissent lors de la suppression de quelques talus «clefs» sont un bon exemple de ce rôle du bocage (BAUDRY *et al.*, 1987). Sur la figure 5 sont synthétisés les différents effets des talus sur la circulation de l'eau en fonction de leur place dans le paysage et de leurs relations avec les limites du sol. Le fonctionnement hydraulique est lié à l'existence de cette congruence spatiale et à l'intégrité du réseau bocager. Il y a une double organisation : verticale (talus/sol) et horizontale (réseau).

Le fonctionnement anti-érosif peut être déduit de l'observation des phénomènes érosifs qui suivent l'arasement de certains talus. Par exemple (Fig. 5), si le talus A, qui arrête l'eau ruisselant sur le versant et la concentre, n'est pas relié à un talus B dans le talweg, l'eau ainsi concentrée entraîne la création rapide d'une rigole d'érosion : le phénomène peut être pire qu'en l'absence totale de haies.

Ces travaux sur l'érosion, de même que ceux de BOIFFIN *et al.* (1986), montrent que les solutions ne se trouvent pas nécessairement au niveau de la parcelle, c'est souvent le fonctionnement du paysage qui est en cause, les niveaux d'organisation à prendre en compte sont les bassins versants élémentaires

DISCUSSION

Le développement actuel de l'écologie du paysage correspond à une nécessité largement ressentie par les écologues et qui est, pour GOLLEY (1987), due aux déceptions causées par l'approche écosystémique qui a prévalu durant les recherches du Programme Biologique International ; elle a eu, selon lui, peu de succès tant sur le plan théorique que sur le plan pratique, car elle ne prend pas en compte des niveaux d'organisation d'ordre supérieur et il ajoute «*Unfortunately ; these ecosystem studies lacked an understanding of Landscapes. Until the rediscovery of landscape ecology, ecosystem scientists struggled with the integration problem unsuccessfully*». Ceci rejoint les propositions d'analyse hiérarchique de O'NEILL *et al.* (1986) pour qui «*The ecosystem as an independent, discrete entity begins to become less tenable*». Car, même si elles ont des origines différentes, l'écologie du paysage et l'approche hiérarchique des organisations écologiques se rencontrent sur de nombreux points. Le développe-

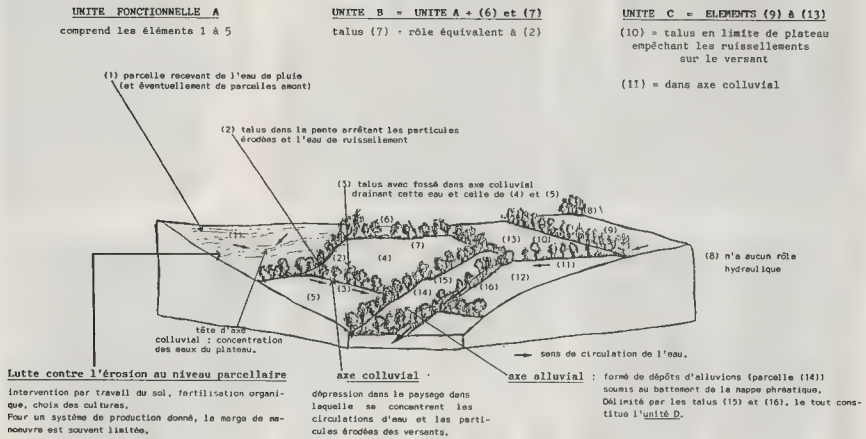

FIG. 5 — Circulation de l'eau et contrôle de l'érosion dans un paysage du bocage armoricain (au niveau du paysage, on distingue des unités hydrauliques fonctionnelles, intégrées en un bassin versant élémentaire).

ment de l'écologie du paysage, c'est la reconnaissance du paysage comme un niveau d'organisation, un ensemble spatialement structuré d'éléments dans lequel se déroulent des processus (flux de matière, d'énergie, d'espèces) qu'on ne peut découvrir à d'autres niveaux d'organisation ; c'est également la reconnaissance du fait que les caractéristiques écologiques d'un point de l'espace dépendent des caractéristiques propres de l'unité élémentaire d'étude où il se trouve et des relations spatiales entre cette unité et les autres éléments.

Il y a étude d'une organisation hiérarchique (les éléments et la structure qu'ils forment) liée à un processus particulier ; cette organisation constitue une unité fonctionnelle. Chaque élément peut être inclus dans plusieurs unités fonctionnelles, mais il n'y a pas de raison pour qu'elles se superposent : ce n'est pas *a priori* le même réseau de haies qui contrôle l'érosion et qui permet la circulation des organismes.

Ceci amène à souligner un point méthodologique essentiel : pour connaître les effets de la structure spatiale des paysages sur leurs éléments, il faut maintenir la **même échelle d'observation** quand on passe de l'étude des éléments à celle du paysage. Ceci implique l'échantillonnage de l'ensemble des éléments dont on étudie les interactions. Les travaux de BUREL (1987 c) sur les carabiques soulignent l'intérêt d'une telle démarche pour mettre à jour les structures essentielles à la survie d'une population, et les facteurs actifs à différents niveaux d'organisation (structure de la végétation au niveau de la haie, connectivité spatiale et distance à la source au niveau du paysage).

La connaissance des phénomènes particuliers émergeant au niveau du paysage ne facilite pas toujours les prédictions sur leur dynamique. Il a été souligné plus haut que des haies peuvent offrir de bonnes conditions d'habitat à une espèce sans que celle-ci soit présente, à cause de l'isolement par rapport aux sources de propagules. Proposer une hypothèse de dynamique sur la seule base des caractéristiques d'habitat et de la végétation en place sans prendre en compte la structure du paysage n'est pas une position tenable. Prendre en compte la structure du paysages pour de telles prédictions n'est pas non plus chose aisée, car cette structure est sous la dépendance de l'action humaine (qui n'est plus un parasite, mais un facteur à part entière en écologie du paysage) qu'il n'est pas possible de prévoir à long terme. Cette complexité dans la dynamique des paysages et de leurs caractéristiques écologiques conduit GOLLEY (1987) à écrire «*the trajectories of change of these systems, called ecological succession, are notoriously difficult to predict, let alone explain. Indeed, some ecologists assert that it is not possible to predict the pathway of succession*».

Ceci doit nous amener à reconsidérer la façon dont l'écologie doit intervenir dans les décisions en matière d'aménagement : le potentiel écologique n'est plus une donnée en soi, il est fonction d'un type d'aménagement dans un environnement physique, biologique, technique et historique particulier. Or il est possible, si la volonté existe, de maîtriser les aménagements et les techniques contribuant à l'émergence des caractéristiques écologiques souhaitées. Si l'écologie du paysage pose le problème des structures de paysage elle a aussi pour objet d'apporter des solutions en établissant des relations entre les processus (dont l'étude est longue et coûteuse) et les structures spatiales que manipulent les aménageurs (BAUDRY & MERRIAM, 1987). Car telle est la question des aménageurs : quelles formes faut-il créer ? En dehors des paysages bocagers, les réponses émergent pour l'exploitation des forêts (HARRIS, 1984 ; FRANKLIN & FORMAN, 1987) (cf. également les communications du 2nd séminaire de IALE, 1987).

L'écologie du paysage prend en charge les transformations et le fonctionnement des paysages. La description des paysages, souvent limitée à la description de la végétation, n'est pas, en soi, un thème de recherche pour les écologistes du paysage. En effet, la dynamique des populations animales, les flux de matière, le régime de perturbation d'origine naturelle ou anthropique, sont des processus essentiels dans la formation des paysages qui, s'ils jouent un rôlé prépondérant dans la dynamique de la végétation, ne sont pas réductibles à son état à un moment donné.

L'objectif de l'écologie du paysage n'est pas de proposer des méthodes de classification. «*It is crucial that landscape ecologists develop ways to convincingly express our understanding of the biosphere and then effectively apply this understanding to problem solving*» (GOLLEY, 1987).

Remerciements

Je remercie Françoise BUREL pour ses remarques sur les versions antérieures du manuscrit

BIBLIOGRAPHIE

BAUDRY (J.), 1984. — Effects of landscape structure on biological communities : the case of hedgerow network landscapes. *in* J. BRANDT & P. AGGER (eds), *Methodology in landscape ecological research and planning. Vol. I. Thème I : Landscape ecological concepts.* Roskilde University center, Denmark : 55-65.

BAUDRY (J.), 1985. — *Utilisation des concepts de Landscape Ecology pour l'analyse de l'espace rural : occupation du sol et bocage.* Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Rennes : 487 p.

BAUDRY (J.) & BUREL (F.), 1984. — Landscape project : «Remembrement» : Landscape consolidation in France, *Landscape Plann.*, 11 : 235-241.

BAUDRY (J.) & BUREL (F.), 1985. — Système écologique, espace et théorie de l'information. *in* BERDOULAY V. & M. PHIPPS (eds), *Paysages et système* : 87-102.

BAUDRY (J) & MERRIAM (H.G.), 1987. — Connectivity and connectedness : functionnal versus structural patterns in landscape. Communication au 2nd Seminar of I A L.E. (Munster) -Allemagne. Münstersche Geographische Arbeiten (sous presse).

BAUDRY (J.), TROTEL (M C.), BUREL (F.) & ASSELIN (A.), 1987. — *L'érosion des terres agricoles dans le Massif Armoricain : Application à l'aménagement et à la gestion des terres.* Centre d'Etudes et de Recherches sur l'Environnement et les Sols pour l'Aménagement, Ministères de l'Environnement et de l'Agriculture, France

BERTRAND (G.), 1978. — Le paysage entre la nature et la société, *R.G P.S.O.*, 49 : 239-258.

BOIFFIN (J.), PAPY (F.) & PEYRE (Y.), 1986. — *Systèmes de production, systèmes de culture et risques d'érosion dans le Pays de Caux.* INA-PG, INRA, Ministère de l'Agriculture : 153 p. + annexes.

BRANDT (J.) & AGGER (P) eds., 1984. — *Methodology in landscape ecological research and planning.* Roskilde University centre, 5 vol., 118, 150, 153, 171, 235.

B.T.I. (Bulletin Technique d'Information du Ministère de l'Agriculture), 1980. — **Les bocages : quel avenir, quel aménagement** ? n° 353-855

BUREL (F.), 1987 a. — Biological patterns and structural patterns in agricultural landscapes. *2nd International seminar of the International Association for Landscape Ecology.* Münstersche Geographische Arbeiten (sous presse).

BUREL (F.), 1987 b. — Les carabiques forestiers dans l'espace agricole bocager. *Ann. Soc. ent. de France* (in press).

BUREL (F.), 1987 c. — *Effets de la structure spatiale des paysages ruraux sur les populations animales et végétales.* Rapport de recherche Ministère de l'Environnement, comité Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel, non paginé.

CARNET (C.), 1976. — Rôle du bocage sur la distribution des sols et la circulation de l'eau dans les sols. *In* : I.N.R.A., C.N.R.S., E.N.S.A. et Université de Rennes, *Les bocages : Histoire, Écologie, Économie* : 159-162.

CONSTANT (L.), EYBERT (M.C.) & MAHEO (R.), 1976. — Avifaune reproductrice du bocage de l'Ouest. *In* : I.N.R.A., C.N.R.S., E.N.S.A. et Université de Rennes, *Les bocages : Histoire, Écologie, Économie* : 327-332.

FAHRIG (L.), LEFKOVITCH (L.P.) & MERRIAM (H.G.), 1983. — Population stability in a patchy environment, in LAUENROTH W.H., G.V. SKOGERBOE & M. FLUG (eds.), *Analysis of ecological systems : state of the art in ecological modeling*. Elsevier, New York, 61-67.

FORMAN (R.T.T.), 1981. — Interaction among landscape elements : a core of landscape ecology. *In* : THALLINGII S.P. & A.A. de VEER (eds), *Perspectives in landscape ecology*. Pudoc, Wageningen : 57-64.

FORMAN (R.T.T.) & GODRON (M.), 1981. — Patches and structural components for a landscape ecology. *Bio Science*, 31 : 733-740.

FORMAN (R.T.T.) & BAUDRY (J.), 1984. — Hedgerows and hedgerow networks in Landscape Ecology. *Environ. Manage.*, 8 : 499-510.

FORMAN (R.T.T.) & GODRON (M.), 1986. — *Landscape ecology* John Wiley & sons : 619 p.

FRANKLIN (J.F.) & FORMAN (R.T.T.), 1987. — Creating landscape patterns by forest cutting : Ecological consequences and principles. *Landscape Ecology*, 1 : 5-18.

GOLLEY (F.B.), 1987. — Introducing landscape ecology. *Landscape Ecology*, 1 : 1-3.

GUYOT (G.) & VERBRUGGHE (M.), 1976. — Étude de la variabilité spatiale du microclimat à l'échelle parcellaire en zone bocagère. *In* : I.N.R.A., C.N.R.S., E.N.S.A. et Université de Rennes, *Les Bocages : Histoire, Écologie, Économie* : 131-136.

HARRIS (L.D.), 1984. — *The fragmented forest*. The University of Chicago Press. 211 p.

HELLIWELL (D.R.), 1975. — The distribution of woodland plant species in some Shropshire hedgerows. *Biol Cons.*, 7 : 61-72.

I.A.L.E., 1987. — *Connectivity in landscapes*. 2nd international seminar Münster West Germany. Münstersche Geographische Arbeiten (sous presse).

I.N.R.A., C.N.R.S., E.N.S.A. & Université de Rennes, 1976 — *Les Bocages : Histoire, Écologie, Économie* : 586 p.

INTECOL, 1986. — *IV International Congress of Ecology* (résumés des contributions) : 377 p.

LEFEUVRE (J.C.), MISSONNIER (J.) & ROBERT (Y.), 1976. — Caractérisation zoologique, Écologie animale. *In* : I.N.R.A., C.N.R.S., E.N.S.A. et Université de Rennes, *Les Bocages : Histoire, Écologie, Économie* : 315-326.

LIKENS (G.E.) & BORMAN (F.H.), 1975. — An experimental approach to New England landscapes. *In* : HASLER (A.D.), (ed.), *Coupling land and water systems*. Ecological studies, 10, Springer-Verlag, New-York : 7-30.

MERRIAM (H.G.), 1984. — Connectivity : a fundamental characteristic of landscape pattern. *In* : BRANDT (J.) & AGGER (P.), planning. Vol. 1, Thème 1, Landscape ecological concepts, Roskilde University centre, Denmark : 5-15.

MEYNIER (A.), 1970. — *Les paysages agraires*. Armand Colin, Paris : 192 p.

NAVEH (Z.) & LIEBERMAN (A.), 1984. — *Landscape ecology : theory and application*. Springer Verlag, New-York, Berlin, Heidelberg.

NOTTEGHEM (P.), 1986. — *Incidences aux niveaux socio-économique et écologique du nouveau contexte agricole et énergétique sur la gestion du bocage*. Rapport SRETIE — Ministère de l'Environnement : 93 p.

ODUM (E.P.), 1969. — The strategy of ecosystem development *Science*, 164: 262-270.

O'NEILL (R.V.), de ANGELIS (D.L.), WALDE (J.B.), & ALLEN (T.F.H.), 1986. — *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press 253 p

PALIERNE (J.M.), 1975. — *Les forêts et leur environnement dans le pays ligéro-atlantiques nord*. Thèse de doctorat d'état, Université de Haute Bretagne, Rennes : 799 p.

POLLARD (E.), HOOPER (M.D.) & MOORE (N.W.), 1974. — *Hedges*. W. Collins & Sons, London : 256 p.

RACKAM (O.), 1986. — *The history of the countryside*. J.M. Dent & Sons Ltd. London Melbourne : 445 p

RICHARD (J.F.), 1975. — Paysages, écosystèmes, environnement : une approche géographique. *Espace géographique*, 4 : 81-92.

RISSER (P.G.), KARR (J.R.), FORMAN (R.T.T.), 1983. — *Landscape ecology, directions and approaches*. The Illinois Natural History Survey, Natural ressources Building, 607 East Peabody Drive, Champaign, Illinois 61820 : 16 p.

ROMME (W.H.), 1982. — Fire and Landscape diversity in Subalpine Forest of Yellowstone National Park. *Ecol. Monograph.*, 52 : 199-221.

ROZE (F.), 1978. — *Étude analytique et comparative de la végétation des haies et talus en Bretagne*. Thèse de troisième cycle, Université de Rennes : 196 p

TJALLINGII (S.P.) & de VEER (A.A.), (eds.). — *Perspectives in Landscape Ecology*. Proceedings of the International Congress organized by the Netherlands society for landscape Ecology Veldhoven, the Netherlands, april 6-11 1981, Centre for Agricultural Publishing and Documentation Wageningen : 344 p

TRICART (J.), 1979. — Paysages, écologie et approche systématique. *Bull. Soc. France*, 465, 377-382.

WATT (A.S.), 1947. — Pattern and process in plant community. *J. Ecol.*, 35 : 1-22.

WILLMOT (A.), 1980. — The woody species of hedges with special reference to age in Church Broughton Parish, Derbyshire, *J. Ecol.*, 68 : 269-285.

WHITTAKER (R.H.), 1967. — Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev*, 42 : 207-264.

Bull. Ecol, t. 19, 4, 1988, p. 531-546

LES CONCEPTS D'HYDROSYSTÈME ET DE SECTEUR FONCTIONNEL DANS L'ANALYSE DES SYSTÈMES FLUVIAUX À L'ÉCHELLE DES ÉCOCOMPLEXES

par Claude AMOROS(1), Jean-Paul BRAVARD(2), Jean-Louis REYGROBELLET(1), Guy PAUTOU(3) et Albert-Louis ROUX(1)

MOTS-CLÉS : Écologie du paysage - Grand cours d'eau - Plaine d'inondation - Évolution des écosystèmes - Hétérogénéité - Connectivité - Stabilité - Résilience - Gestion écologique

KEY-WORDS : Landscape ecology - Large river - Floodplain - Ecological succession - Heterogeneity - Connectivity - Stability - Resilience - Environmental management.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Les recherches réalisées sur les écosystèmes du Haut-Rhône Français représentent un exemple d'étude d'écocomplexe qui relève de «l'écologie du paysage». Une démarche systémique permet de développer des concepts d'écologie fondamentale et de répondre à des questions concrètes de gestion et d'aménagement.

Au sein d'un bassin versant, la plaine alluviale, par le jeu de processus-réponses, enregistre les flux entrants et le fonctionnement du système fluvial. L'hydrosystème comprend l'ensemble des écosystèmes interactifs de la plaine alluviale, liés directement ou indirectement au fleuve par l'élément eau. La recherche des mécanismes responsables du fonctionnement et de l'évolution de ces écosystèmes nécessite des analyses de l'espace à plusieurs niveaux d'organisation. Le concept de secteur fonctionnel est basé sur les discontinuités longitudinales du corridor fluvial : sur le Rhône, plusieurs modes de dynamique fluviale se succèdent depuis le Lac Léman jusqu'à la Méditerranée. Dans chaque secteur, des phénomènes géomorphologiques propres créent, transforment et parfois détruisent différents types de biotopes. Chaque secteur se caractérise par un fonctionnement écologique qui dépend des connexions entre écosystèmes épigés et hypogés, et de l'hétérogénéité des habitats et des peuplements. Cette hétérogénéité résulte d'une part de la diversité des formes fluviales produites par les processus géomorphologiques, et d'autre part, dans chaque type de forme fluviale, de la coexistence d'écosystèmes correspondant aux différentes phases du déroulement d'une succession écologique. Le concept de spatiosséquence rend compte de cette dernière propriété et permet d'en dégager les conséquences en matière d'applications.

L'étude des écosystèmes des plaines alluviales, au niveau d'organisation des écocomplexes, permet de mettre en évidence plusieurs types de connectivité : entre écosystèmes aquatiques épigés et hypogés, entre écosystèmes terrestres, et, enfin, entre écosystèmes aquatiques superficiels. Les conséquences de ces connectivités se manifestent au niveau des échanges de nutriments et d'organismes, et comme mécanismes contribuant à la résilience de certaines parties de l'écocomplexe. Des exemples de maintien et de restauration de connectivité sont donnés.

La régénération des successions écologiques par destruction et construction de biotopes lors des processus de la dynamique fluviale

SUMMARY
(Original scientific paper)

The hydrosystem and functional sector concepts within the analysis of fluvial systems at the ecocomplex level

The research carried out on the ecosystems of the French Upper-Rhône River represents an example of an ecocomplex study within the «landscape ecology» framework. A systemic approach leads to develop concepts of theoretical ecology and so solve actual questions of environmental management.

Within a watershed, the alluvial plain integrates by response-processes the inputs and the functioning of the river system. The hydrosystem includes all the interactive ecosystems of the alluvial plain which are directly or indirectly connected to the river by the water. The research of the mechanisms responsible for the functioning and the development of these ecosystems needs analyses within several organization levels of the plain. The functional sector concept is based on the upstream-downstream discontinuities along the fluvial corridor : in the Rhône River, several patterns of fluvial dynamics succeed from the Léman Lake to the Mediterranean Sea. Within each sector, proper geomorphological processes build, change and, sometimes, destroy different kinds of biotopes. Each sector is characterized by an ecological functioning that depends on the connections between epigean and hypogean ecosystems, and on the heterogeneity of their habitats and their populations. This heterogeneity results from 1) the diversity of the fluvial landforms produced by the geomorphological processes, and 2) the co-occurence, within each type of landform, of ecosystems related to different phases of ecological successions. The spatiosequence concept considers this property, which may be applied in environmental management.

Several kinds of connectivity are evidenced from ecological studies at the ecocomplex level : connectivity between epigean and hypogean aquatic ecosystems, between terrestrial ecosystems, and between epigean aquatic ecosystems. Theses connectivities result in nutrients and organisms exchanges, and constitute processes making resilient some parts of the ecocomplex. Connectivity maintenance and restoration are illustrated by actual examples.

The fluvial dynamics, by destroying and forming biotopes, renew the

(1) U.A. CNRS 367 Ecologie des Eaux Douces, Université Claude Bernard (LYON I) — 69622 VILLEURBANNE Cédex, France

(2) U.A. CNRS 260 Géographie Rhodanienne - Université Jean Moulin (LYON III) — 69639 LYON Cédex, France

(3) U.A. CNRS 242 Ecologie et Biogéographie des Grands Systèmes Montagneux, Université de GRENOBLE I — 38402 SAINT-MARTIN-D'HÈRES Cédex, France

pose le problème de la stabilité globale à l'échelle du secteur fonctionnel. Des exemples montrent la prise en considération par les gestionnaires de ces processus évolutifs qui se réalisent avec des intensités variant suivant les différents secteurs d'un système fluvial

ecological successions, thus they raise the question of global stability on the scale of the functional sector. Some examples show the way the environmental managers take into account these developmental processes that occur with varying intensity according to the different functional sectors.

Il est maintenant admis que l'étude d'un fleuve ne peut se limiter aux seules eaux courantes de son lit mineur mais qu'elle doit intégrer l'espace environnant (HYNES, 1975, 1983 ; DECAMPS, 1984 ; WELCOMME, 1985 ; RISSER, 1986). La question est de savoir comment étudier un système fluvial pour comprendre son fonctionnement et son évolution et ainsi fournir des informations utiles pour la gestion d'un grand cours d'eau comme le Rhône.

Une de nos premières tâches a été de préciser le champ de nos investigations. En effet, la compréhension du fonctionnement d'un écosystème passe par la prise en considération des flux entrants en provenance du bassin versant ; or une difficulté majeure apparaît dans la délimitation d'espaces représentatifs du bassin versant et dans le choix d'affluents considérés eux aussi comme représentatifs. Il est en outre nécessaire de disposer de séries temporelles de données suffisamment longues pour intégrer la variabilité des processus fluviaux. Ces démarches sont très longues et ne donnent pas toujours des résultats facilement transposables à l'ensemble du bassin versant surtout lorsque celui-ci se révèle très hétérogène. Adoptant une démarche systémique (LONG, 1985), nous avons recherché les espaces où s'inscrit la résultante de tous les flux entrants et du fonctionnement du système.

Nous avons retenu la plaine alluviale qui par un jeu complexe de processus-réponses intègre l'ensemble des flux et leur évolution historique (CURRY, 1972 ; SCHUMM, 1973). Par exemple, dans un système constitué par un cours d'eau de piedmont, comme le Rhône, entrent des flux hydriques et minéraux très intenses. La réponse dominante du fleuve depuis le post-glaciaire est le développement d'un cours tressé caractérisé par un fonctionnement écologique particulier : bras multiples larges et peu profonds, à fond instable et courant rapide ; bancs et îles sans cesse remaniés par les crues (BRAVARD, 1987). Les variations climatiques holocènes, en affectant les précipitations et indirectement, le taux de ruissellement et la charge, par le biais d'une protection plus ou moins efficace des versants, ont provoqué des métamorphoses naturelles ; la déforestation des versants et le reboisement volontaire ou consécutif à des phases de déprise humaine, la construction de réservoirs et les prélèvements de matériaux dans les cours d'eau ont également modifié les flux et induit des métamorphoses allogéniques (LEWIN, 1977) de ce style géomorphologique ; le contrôle exercé par les deux variables externes que sont la charge et le débit s'est traduit par une variation de la nature et de l'intensité du tressage, voire par un changement complet de style, au point que tel tronçon caractérisé par le tressage au 19ème siècle possédait un style à méandres à l'époque gallo-romaine. La nature du style géomorphologique détermine l'activité de la dynamique d'érosion et d'alluvionnement, c'est-à-dire la capacité de régénération des formes fluviales, la nature des substrats de fond de chenal et de berge, le rythme de l'alluvionnement par débordement de crue. Il convient également de prendre en considération le changement dans la dimension verticale car l'exhaussement et l'incision du lit des cours d'eau sont des réponses classiques au jeu des paramètres charge et débit ; l'incision caractérise certaines périodes de l'holocène en Europe (STARKEL, 1983) et, en particulier, la quasi-totalité des cours d'eau européens depuis un siècle ; l'incision implique un changement dans la nature des fonds et des substrats (si les remplissages des vallées alluviales sont hétérogènes ou si le substratum est touché), un abaissement de la nappe phréatique, une adaptation des biocénoses à des conditions plus xériques.

Cet espace alluvial qui enregistre les réponses du système-fleuve et qui correspond souvent à la plaine d'inondation est occupé par différents types d'écosystèmes (eaux courantes, eaux stagnantes, marais, formations terrestres ; Fig. 1) ; leur nature, leur agencement dans la plaine, leurs interactions et leur fonctionnement actuels qui dépendent de l'histoire du système fluvial et de son bassin versant, déterminent le fonctionnement écologique de la plaine alluviale et conditionnent, au moins en partie, son devenir. Cet ensemble d'écosystèmes interactifs ou écocomplexe (BLANDIN et LAMOTTE, 1985) que nous appelons «hydrosystème» (ROUX, 1982) constitue l'objet de nos recherches. Cet objet apparaît donc comme une structure spatiale hétérogène dont l'étude relève de ce qu'il est convenu d'appeler «l'écologie du paysage» (FORMAN et GODRON, 1986 ; GOLLEY, 1987). L'hydrosystème fluvial intègre à la fois des éléments naturels et des éléments issus des interventions humaines ; nous étudions donc ce que NEEF (1982) désigne par «hybrid landscape system».

Quels sont les éléments qui constituent cet écocomplexe ? Comment s'organisent spatialement ces éléments ? Quels sont les processus qui engendrent cette organisation spatiale et qui la transforment ? Quelles sont les propriétés qui émergent des interactions entre unités adjacentes et qui caractérisent tel ou tel type d'organisation ? Telles sont les questions qui peuvent résumer notre problématique et qui convergent avec les préoccupations de chercheurs se réclamant de l'écologie du paysage (BERDOULAY et PHIPPS, 1985).

L'objectif de cet article est en effet de montrer que l'étude de telle ou telle catégorie d'écosystèmes d'une plaine d'inondation ne suffit pas pour comprendre le fonctionnement et l'évolution de la plaine ; en revanche une approche globale, au niveau d'organisation des écocomplexes, permet de mettre en évidence des mécanismes majeurs et des propriétés émergeant à ce niveau de complexité, et de répondre aux questions des gestionnaires tout en développant des recherches fondamentales.

I — L'HYDROSYSTÈME FLUVIAL

Outre le gradient amont-aval classique (HUET, 1949 ; CUMMINS *et al.*, 1984), les plaines alluviales des grands cours d'eau présentent une forte hétérogénéité d'habitats et de peuplements. Cette hétérogénéité résulte de l'interférence entre les processus naturels (dynamique fluviale, eutrophisation, successions des peuplements, atterrissement) et les effets des activités humaines qui peuvent réduire, mais parfois augmenter, cette hétérogénéité. Par exemple, au voisinage du cours principal «naturel» ou «rectifié», on peut rencontrer (Fig. 1) :

— des bras secondaires actifs (bras tressés ou bras anastomosés) ;

— des bras secondaires plus ou moins isolés du cours principal (naturellement par formation d'un bouchon alluvial ou après endiguement) ;

— des anciens méandres recoupés puis abandonnés par les eaux courantes du fleuve ;

— des écosystèmes semi-aquatiques qui se développent soit sur les bancs d'alluvions, soit sur les berges, soit dans les

FIG. 1. — Vue aérienne de l'hydrosystème rhodanien (Haut Rhône, km 90) : à l'arrière-plan l'hydrosystème est limité par le massif montagneux du Jura ; au premier plan, le cours principal forme des bancs de galets, en cours de colonisation par des fourrés de Saules, et des îles boisées séparées par des bras tressés ; au deuxième plan, à droite, l'ancien méandre du Saugey occupé par un plan d'eau à *Nuphar lutea* et une séquence d'atterrissement bien visible sur sa rive convexe (cette succession est cartographiée sur la Fig 2D) ; l'«île» du Saugey ainsi que l'ancienne plaine de méandrage (au tout premier plan) sont occupées par des parcelles cultivées (photo VIATTE, DRAE Rhône-Alpes)

anciens chenaux après réduction de la hauteur d'eau sous l'effet conjugué des processus physiques (dépôts d'alluvions) et biotiques (accumulations de matière organique et évapotranspiration) ;

— des écosystèmes terrestres sur les îles, les berges, dans la plaine et dans les anciens chenaux après leur comblement.

Cette énumération est incomplète car bon nombre de ces écosystèmes résultant les uns des autres par transformation des biotopes et successions écologiques, les stades intermédiaires de ces successions constituent autant d'éléments supplémentaires. Ainsi en milieu aquatique, les différents degrés d'eutrophisation et d'atterrissement d'une part, l'intensité des échanges avec le cours principal d'autre part, contribuent à augmenter l'hétérogénéité de la plaine ; en milieu terrestre c'est surtout l'épaisseur des alluvions déposées lors des crues, qui augmente la distance entre la surface du sol et le niveau piézométrique et qui crée un gradient de conditions environnementales ; la texture des alluvions constitue aussi un facteur d'hétérogénéité. De manière générale les cours d'eau à forte énergie tels que ceux du piedmont alpin ont une charge de fond caillouto-sableuse, et une charge en suspension qui s'étend de la classe des limons à celle des sables grossiers ; le sable forme l'exhaussement des bancs et des berges des chenaux actifs ; le sable fin et les limons se déposent sur la plaine d'inondation et dans les chenaux abandonnés. La faible représentation de l'argile, explicable par le balayage des flux hydriques qui empêche le dépôt, est un facteur écologique important dans la mesure où les sols ont une tendance marquée à la perméabilité et où les fonds des chenaux, non colmatés, conservent une forte connexion avec les milieux souterrains.

A cet ensemble, déjà bien diversifié, de biotopes et de biocénoses épigés, s'ajoutent les écosystèmes souterrains qui se développent dans les eaux interstitielles du sous-écoulement du fleuve (aussi bien dans les alluvions grossières des chenaux actifs que sous les anciens chenaux), dans les nappes phréatiques adjacentes qui peuvent se prolonger plus ou moins loin dans les alluvions de la plaine fluviale, enfin dans les zones d'écotones créées par l'affrontement et le mélange de ces deux types d'eau souterraine , ou encore par leur contact avec les eaux épigées (sources limnocrènes et «affluents phréatiques» CARBIENER, 1983 ; GIBERT *et al.*, 1977, 1981).

Cet ensemble d'écosystèmes interactifs épigés et souterrains, aquatiques (eaux courantes et stagnantes), semi-aquatiques et terrestres dont le fonctionnement actuel dépend directement ou indirectement (via les sous-écoulements) des eaux courantes du fleuve, constitue un écocom-

plexe que nous avons nommé hydrosystème puisque l'eau y joue un rôle prépondérant. En effet, l'élément eau, en tant que vecteur d'énergie cinétique est, par le biais de la dynamique fluviale, responsable de la morphogenèse des biotopes, en partie de leur transformation et parfois de leur destruction ; l'eau, en tant que facteur écologique, maintient la spécificité de tous ces écosystèmes ; enfin, l'eau, en tant que fluide superficiel ou souterrain, assure une liaison privilégiée entre toutes les parties de l'hydrosystème.

Ainsi défini, l'hydrosystème correspond à l'espace de la plaine alluviale du cours d'eau à l'exception d'éventuelles terrasses quaternaires et holocènes dont le fonctionnement écologique actuel est complètement indépendant du fleuve à la suite d'un trop grand abaissement des niveaux piézométriques et de la mise à l'abri des inondations, tous deux dûs à l'enfoncement du lit mineur. L'échelle de temps de ces processus peut-être historique et même très contemporaine puisque certains affluents du Rhône ont enregistré une incision de leur lit supérieure à 5 mètres depuis une trentaine d'années. Il convient donc de discuter l'extension du lit majeur, l'espace inondable, à l'intérieur de la plaine alluviale ; dans la vallée du Rhône il ne coïncide plus toujours avec l'espace cartographié lors de la crue centennale de 1856.

L'hydrosystème ne représente donc qu'une partie du «Système fluvial» («fluvial system» ou «river system» des Anglo-Saxons) tel que le conçoivent notamment les géomorphologues c'est-à-dire l'ensemble du réseau hydrographique et de son bassin versant. En simplifiant très schématiquement les définitions pour faciliter leur distinction, on peut considérer que le concept de système fluvial privilégie les transferts unidirectionnels d'eau, de matières et d'énergie, du bassin versant et des affluents vers le cours principal du fleuve, alors que le concept d'hydrosystème se fonde sur les échanges bidirectionnels entre le cours principal et les milieux de la plaine alluviale.

L'hydrosystème se rapprocherait davantage du «corridor fluvial» (DECAMPS, 1984 ; FORMAN et GODRON, 1986) tout au moins en ce qui concerne ses limites spatiales. Mais ces deux concepts ont été élaborés dans le cadre de deux problématiques différentes : le corridor, qui se définit par rapport à la matrice environnante, est surtout étudié comme barrière ou comme axe privilégié de flux dans cette matrice, alors que nos recherches sont centrées sur le fonctionnement interne de l'hydrosystème tout en intégrant les agents externes (la matrice). Les différences entre hydrosystème et corridor fluvial apparaissent donc tout à fait mineures et tiennent essentiellement aux niveaux de perception retenus et aux objectifs de l'étude.

2 — LES NIVEAUX DE PERCEPTION DE L'ESPACE

Pour analyser les différents mécanismes impliqués dans le fonctionnement et l'évolution de l'hydrosystème fluvial, nous travaillons à plusieurs niveaux de perception de l'espace et du temps choisis en fonction de l'extension spatiale et de la durée des phénomènes majeurs. Cette démarche qui consiste à utiliser des niveaux de perception hiérarchisés a été souvent utilisée en écologie du paysage (BERTRAND *et al.*, 1968 ; KONDRACKI et RICHLING, 1972 ; HADAC, 1977 ; TRICART, 1979). Les niveaux de perception du temps et les moyens de leur mise en oeuvre ont été précédemment exposés (AMOROS et BRAVARD, 1985). Dans la présente contribution, nous présenterons pourquoi et comment l'espace est perçu à trois niveaux hiérarchisés.

2.1. Les Secteurs Fonctionnels

Le couloir alluvial n'est pas une entité homogène de l'amont à l'aval ; même dans un bassin homogène, un fleuve se caractérise par une diminution progressive de la pente, par un affinement de la charge alluviale transportée et une augmentation des flux hydriques auxquels correspond un changement progressif des styles géomorphologiques. Ainsi, dans le schéma classique, le méandre succède vers l'aval au tressage ; ce déplacement progressif vers la zone de «maturité géomorphologique» (SCHUMM, 1977) est une adaptation progressive du système à la transformation des paramètres, qui s'opère dans le sens d'une stabilité croissante : diminution du rapport charge de fond/charge totale, corollaire d'une diminution de la granulométrie des sédiments ; diminution de la pente et des vitesses, régularisation du régime hydrologique par diminution de l'écart entre les débits extrêmes (KELLERHALS et CHURCH, 1986). A ce continuum géomorphologique est associé le continuum écologique bien connu (diminution des vitesses du courant, augmentation des teneurs en matière organique et diminution de la taille des particules organiques, succession des peuplements...).

Comme de nombreux grands cours d'eau, le Rhône est un système fluvial qui draine un bassin composite associant des zones montagneuses et des plaines dans différentes ambiances bioclimatiques. Il en résulte que les gradients amont-aval, pour réels qu'ils soient, sont modulés par les effets de confluence et les structures tectoniques qui créent des discontinuités spatiales. Par exemple, le cours du Rhône entre Genève et Lyon (Fig. 2 A et B) voit se succéder plusieurs styles géomorphologiques : une section en gorge de Genève au Parc, une section tressée du Parc à l'extrémité sud du Jura, à la surface du remblaiement holocène des ombilics glaciaires würmiens ; une section à anastomoses (au sens de SMITH, 1983) prolongée par une section à méandres dans la partie distale de la précédente accumulation. Privé de charge de fond le Rhône devient un cours d'eau à chenal unique et faible pente jusqu'à l'arrivée de l'Ain qui injecte une charge de fond importante, véhiculée par des débits très contrastés et augmente la pente du lit majeur ; l'Ain rajeunit donc le fonctionnement du fleuve en régénérant le style tressé qui se prolonge jusqu'à la tête du delta de Camargue sous le contrôle d'une pente notamment forte, elle-même déterminées pa l'affleurement du substratum rocheux des défilés épigéniques.

Ainsi, les différents modes de dynamique fluviale qui résultent de la combinaison des contraintes structurales, de la pente de la plaine, du régime hydrique et de la charge alluviale transportée, différencient au sein de l'hydrosystème, des sous-systèmes que nous appelons «Secteurs Fonctionnels» (AMOROS *et al.*, 1987 a). Malgré leur dénomination à consonnance géomorphologique (par exemple «secteur à méandres», «secteur de tressage»), nous verrons ultérieurement que leur définition repose sur une conception écologique fonctionnelle, sur les relations de causalité entre les facteurs physiques (morphométre et stabilité relative des biotopes, intensité et périodicité des flux hydriques et minéraux...) et l'installation de communautés vivantes puis de leur succession. Régis par des mécanismes physiques différents, les divers secteurs peuvent répondre différemment à une même intervention humaine. Dans certains cas, ces mécanismes peuvent constituer des contraintes qui déterminent, au moins partiellement, la nature des interventions humaines. Ainsi ces entités «naturelles» dont la superficie varie de 10 km² à 100 km² sur le Haut-Rhône français, correspondent à une partition de l'espace adéquate pour l'analyse micro-économique et pour les opérations de gestion ; en effet c'est surtout à l'échelle du secteur fonctionnel que se différencient les modes d'appropriation et d'utilisation de l'espace et que se traduisent concrètement les conflits d'intérêts et d'usages

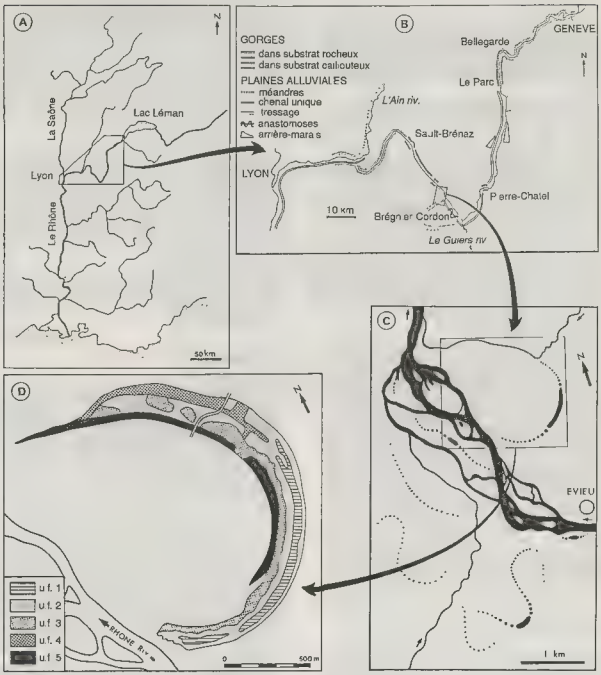

FIG. 2. — Les niveaux de perception de l'espace :

A — Le réseau hydrographique du Rhône dans son bassin versant ;
B — L'hydrosystème du Haut-Rhône français et les secteurs fonctionnels ;
C — Un secteur fonctionnel : la plaine d'Évieu ;
D — L'ensemble fonctionnel de l'ancien méandre du Saugey et les 5 types d'unités fonctionnelles qui le composent :

u.f.1 : unité fonctionnelle à *Myriophyllo-Nupharetum* ;
u f 2 : unité fonctionnelle à *Carex elata* et *Phragmites australis* ;
u f.3 : unité fonctionnelle à *Salix cinerea* et *Alnus glutinosa* ;
u f 4 : unité fonctionnelle à *A. glutinosa* et *Filipendula ulmaria* ;
u f.5 : unité fonctionnelle à *A. glutinosa* et *Fraxinus excelsior.*
(modifié d'après AMOROS *et al.*, 1987).

2.2. Les Ensembles Fonctionnels

Chaque secteur se subdivise en ensembles fonctionnels. Chacun de ces ensembles regroupe lui-même les écosystèmes qui occupent un espace géographique continu (un même ancien lit du fleuve par exemple) et qui sont soumis aux mêmes processus impliqués dans leur fonctionnement et leur évolution.

Parmi les processus évolutifs citons par exemple la coupure d'un méandre, la construction d'un banc d'alluvions, les dépôts de levée de berge ou l'isolement amont d'un bras secondaire tressé.

Le sens et l'intensité des flux hydriques et souterrains, ou leur absence, différencient le mode de fonctionnement de chaque type d'ensemble fonctionnel ; par exemple dans un ancien lit tressé encore en communication permanente à l'aval avec le cours principal (= ensemble fonctionnel «paraplotamon», ROUX, 1982 ; RICHARDOT-COULET *et al.*, 1982), tous les écosystèmes suivront les fluctuations du niveau du fleuve à l'échelle du jour ou même de l'heure ; en revanche, dans un ancien méandre isolé du fleuve (= ensemble fonctionnel «paléopotamon». Fig. 2 C et D), les fluctuations de niveau et l'inondation des biotopes terrestres seront, en dehors des périodes de crues, déterminées essentiellement par les mouvements de la nappe, eux-mêmes dépendant de l'intensité des précipitations locales et des interférences éventuelles avec le sous-écoulement fluvial.

A l'intérieur d'un ensemble fonctionnel, les écosystèmes s'ordonnent généralement en toposéquences c'est-à-dire en successions spatiales le long d'un gradient topographique. La succession au cours du temps de ces écosystèmes sur un même lieu constitue une chronoséquence. Ainsi tous les éléments constitutifs d'un ensemble fonctionnel ont-ils la même origine. Cette similitude d'origine, de mode d'évolution et de fonctionnement se traduit par des propriétés communes : dans l'exemple précédent, tous les écosystèmes de l'ancien méandre (paléopotamon) présentent des stocks importants de matière organique et une structure bien organisée qui leur assurent un degré d'homéostasie relativement élevé alors que les écosystèmes de l'ensemble fonctionnel parapotamon sont caractérisés par des teneurs en matière organique et des degrés d'homéostasie plus faibles (ROSTAN *et al.*, 1987).

La partition de l'espace à ce niveau de perception se révèle aussi opératoire ; par exemple, les Services de Démoustication utilisent la connaissance des fonctionnements hydriques des ensembles fonctionnels pour prévoir la mise en eau des gîtes larvaires de moustiques.

2.3. Les Unités Fonctionnelles

Ce sont les unités élémentaires de l'écocomplexe qui répondent tout à fait à la définition d'éléments du paysage (FORMAN et GODRON, 1986). Chaque unité fonctionnelle est caractérisée par un peuplement qui révèle un type de fonctionnement hydrique ; contrairement aux différences qualitatives qui séparent les ensembles fonctionnels, à ce niveau de perception, les différences ne sont plus que quantitatives, telles la durée de submersion (depuis les eaux permanentes jusqu'aux écosystèmes terrestres inondés quelques jours par an), la profondeur (profondeur d'eau libre ou distance du sol au toit de la nappe), la vitesse du courant (en considérant les fluctuations périodiques saisonnières).

L'unité fonctionnelle désigne l'ensemble du biotope et de la biocénose et répond donc aussi à la définition d'écosystème (TANSLEY, 1935 ; BLANDIN et LAMOTTE, 1985).

Considérons par exemple un secteur fonctionnel de tressage ; en déposant des alluvions lors de chaque crue, le cours d'eau peut construire un banc : le matériel est d'abord caillouto-sableux et perméable puis les dépôts sont de plus en plus fins et la séquence se termine par un exhaussement sablo-limoneux ; le banc de galets, balayé régulièrement par les hautes eaux et colonisé par les communautés pionnières à *Melilotus alba* constitue une unité fonctionnelle (PAUTOU *et al.*, 1979) ; le banc à exhaussement sablo-limoneux, traversé par un intense sous-écoulement, inondé seulement lors des crues et colonisé par des communautés à *Salix alba*, constitue une autre unité fonctionnelle appartenant au même ensemble.

Dans un secteur fonctionnel à méandres, la dynamique fluviale, par érosion des berges concaves et dépôts sur les berges convexes, permet le recoupement puis l'isolement de boucles de méandres abandonnant ainsi des plans d'eau en forme de croissant («oxbow-lakes» des Anglo-saxons) ; le biotope d'eau stagnante et les communautés qui lui sont associées constituent une unité fonctionnelle ; les parties atterries de l'ancien chenal sont complètement envahies par les hélophytes et constituent avec leur biocénose une autre unité fonctionnelle (Fig. 2 D).

L'enregistrement des variables de milieu, l'analyse des communautés vivantes, l'étude des échanges entre communautés voisines (connectivité) et le suivi de leur dynamique (successions écologiques) sont réalisées au niveau des unités fonctionnelles.

2.4. — Discussion

La nécessité de percevoir les systèmes écologiques à plusieurs niveaux d'intégration hiérarchisés pour comprendre la distribution des êtres vivants en fonction des différents facteurs écologiques a déjà été soulignée par plusieurs auteurs qui proposent divers systèmes de classifications hiérarchisées ; suivant les objectifs des recherches, des convergences ou des différences apparaissent entre les conceptions de ces auteurs et celles que nous venons d'exposer.

BERTRAND (1972) a adopté le principe d'unités compréhensives hiérarchisées permettant le classement et la cartographie à partir d'une grille chorologique de référence. Le géosystème est une unité de rang supérieur assez voisine du secteur fonctionnel par ses dimensions et sa définition ; le géofaciès est à peu près l'équivalent de l'ensemble fonctionnel mais il est davantage unité spatiale et physionomique, une facette de l'évolution du géosystème sous influence humaine (RICHARD, 1974) ; cette unité horizontale est de ce fait complétée par le géohorizon qui donne la dimension verticale prônée par l'école soviétique du paysage (BEROUTCHAHVILI & BERTRAND, 1978). Enfin le géotope s'apparente à l'unité fonctionnelle, mais les études réalisées descendent rarement à ce niveau d'appréhension des phénomènes.

L'unité fonctionnelle est en revanche l'unité-clé pour la compréhension des mécanismes de fonctionnement dans un hydrosystème et pour la définition des descripteurs permettant le changement d'échelle. En ce sens la démarche adoptée est très voisine de l'approche écogéographique (TRICART & KILIAN, 1978 ; TRICART, 1979) ; celle-ci met l'accent sur la nature des interactions entre la physionomie, et la structure du système, qui conditionne son fonctionnement. Le rôle essentiel accordé à la morphodynamique, en particulier aux processus morpho-pédologiques de versant, privilégie les grandes échelles.

La hiérarchisation proposée par LONG (1974 et 1985) traduit une perception à travers la seule végétation terrestre. Il écrit (1974, p. 49) : «à chaque niveau de perception écologi-

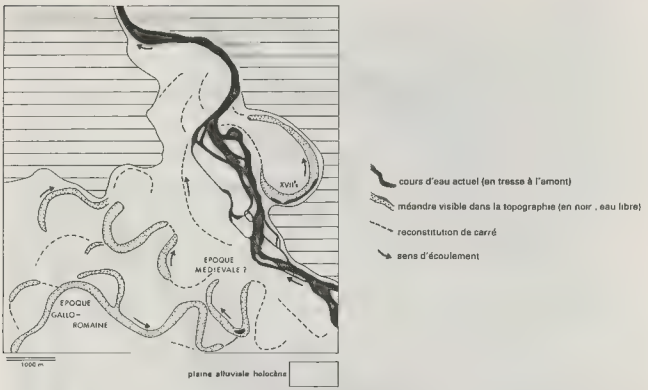

FIG 3. Un secteur à méandres la plaine de Brangues (Haut-Rhône, km 92 à km 82), les méandres abandonnés sont les témoins d'une dynamique historique, ils ne se regénèrent plus depuis le XVIIIeme siècle

que correspondent (...) des variables écologiques prépondérantes, ou certains états de ces variables» alors que, pour notre part, nous considérons plutôt les processus prépondérants. De ce fait, seul le niveau de perception de la «station écologique», définie par LONG comme la «surface où les conditions écologiques sont homogènes et où la végétation est uniforme» correspond à celui de nos unités fonctionnelles en milieu terrestre.

La démarche de BLONDEL (1979) est également centrée sur les peuplements (il s'agit d'oiseaux dans ce cas) ; une bonne correspondance apparaît ici aussi entre son «niveau du biotope» et notre niveau des unités fonctionnelles qui tous deux traduisent des entités à l'échelle des communautés, et des conditions d'habitat relativement homogènes. De plus, les peuplements d'oiseaux intégrant d'autres paramètres que la distribution des espèces végétales, les «secteurs écologiques» de BLONDEL pourraient correspondre à nos secteurs fonctionnels, dans la mesure où ce sont aussi des processus géomorphologiques qui les individualisent.

FRISSEL *et al.* (1986) considèrent non seulement les processus géomorphologiques mais aussi la dimension temporelle des phénomènes ; ces deux aspects convergent tout à fait avec notre démarche. Cependant, ces auteurs travaillent sur des petits cours d'eau et n'étudient que la partie eaux courantes ce qui rend très difficile la comparaison avec nos niveaux de perception. Seul leur «segment system» (dimensions de l'ordre de 10^3m), par les processus qu'il implique, se rapproche, toutes proportions gardées, de notre secteur fonctionnel.

Les conceptions qui convergent le plus avec les nôtres sont celles de JURDANT *et al.* (1977), de BERGERON *et al.* (1983), et de BOUCHARD *et al.* (1985) qui intègrent la géomorphologie et la pédologie, donc une partie de la genèse et du fonctionnement des écosystèmes. Leurs «systèmes écologiques» (ou «zones écologiques» de BERGERON *et al.*) correspondent à nos secteurs fonctionnels, leurs «types écologiques» à nos ensembles fonctionnels et leurs «phases écologiques» à nos «unités fonctionnelles».

Il est à remarquer que la convergence entre nos niveaux de perception et ceux proposés dans la littérature augmente à mesure que sont pris en considération non seulement la distribution des êtres vivants mais aussi les processus impliqués dans le fonctionnement des écosystèmes et dans leur évolution.

Si le niveau des unités fonctionnelles est privilégié par la collecte des données (échantillonnage des peuplements et enregistrement des variables de milieu) ce sont les ensembles fonctionnels et surtout les secteurs fonctionnels qu'il convient de considérer pour comprendre le fonctionnement et l'évolution de l'hydrosystème fluvial (y compris pour comprendre le fonctionnement des unités fonctionnelles) et pour répondre aux questions de gestion. Ces propos seront démontrés par la présentation des résultats obtenus sur quelques secteurs fonctionnels du Haut-Rhône français.

3 — LES SECTEURS FONCTIONNELS DU HAUT-RHÔNE ET LEURS PROPRIÉTÉS

Le fonctionnement de chaque secteur et ses propriétés apparaîtront plus clairement en comparant 4 types de secteurs fonctionnels du Haut-Rhône ; deux d'entre eux sont caractérisés par un chenal actif unique : le secteur en gorge (p. ex. Le Parc. Fig. 2 B) et le secteur de méandrage (p. ex. Brangues, avant l'extension vers l'aval du tressage de Brégnier-Cordon) dans les deux autres, le cours du fleuve se

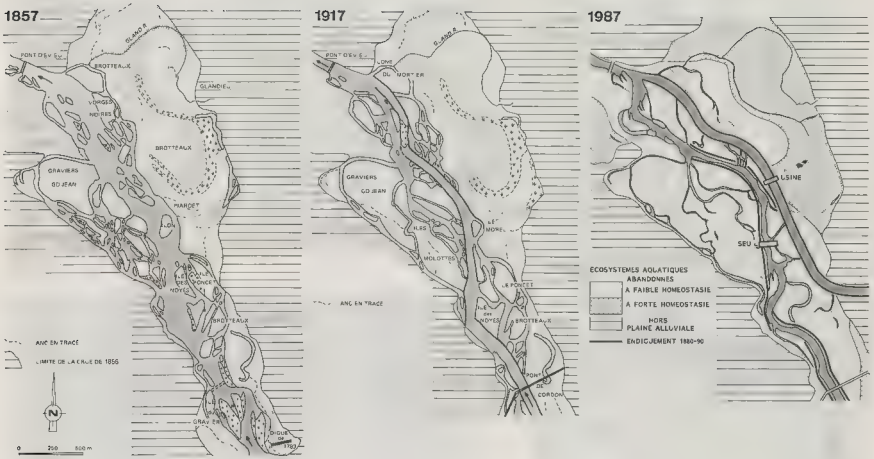

FIG 4. — Un secteur à tressage et anastomoses et son évolution la plaine de Brégnier-Cordon (Haut-Rhône, km 98 à km 91) :

A : Situation en 1857, aucune intervention de génie civil ;
B : Situation en 1917, 30 ans après l'endiguement submersible ;
C : Situation en 1987, après l'aménagement hydroélectrique (noter les spatioséquences de la bande d'anastomose où les écosystèmes aquatiques abandonnés possèdent une plus forte homéostasie).

divise en plusieurs bras : secteur de tressage (p. ex. Chautagne avant l'aménagement hydroélectrique) et secteur de tressage et d'anastomose (p. ex. Brégnier-Cordon avant l'aménagement hydroélectrique).

3.1. Dynamique fluviale et diversité des biotopes

Dans un secteur en gorge, les eaux courantes se concentrent en un chenal unique, profond, à courant rapide. L'hydrosystème s'y réduit à sa plus simple expression puisqu'il n'existe pas de plaine alluviale.

En revanche, bien qu'également à chenal unique, le secteur de méandrage se caractérise par une très large plaine alluviale (jusqu'à 5 km à Brangues) dans laquelle s'inscrivent, sous forme de plans d'eau ou de zones humides en forme de croissant, les lits des anciens méandres recoupés puis abandonnés par les eaux courantes (Fig .3). En effet, contrairement au secteur en gorge où le tracé en plan du fleuve demeure inchangé, la comparaison des cartes historiques montre que les divagations latérales du cours sont bien perceptibles à des pas de temps compris entre 0,5 et 1 siècle (processus de méandrage par érosion des berges concaves et dépôts sur les berges convexes).

Dans le secteur de tressage où les eaux courantes se divisent en plusieurs bras, peu profonds à courant généralement fort, l'instabilité topographique est encore plus grande ; on peut suivre la construction et la destruction de bancs de galets et d'îles, et le déplacement des bras, à des pas de temps souvent inférieurs à la décennie.

Un secteur à tressage et anastomose apparaît lorsque le plancher de la plaine s'exhausse par dépôt d'alluvions grossières à proximité des bras de tressage actifs et que se déversent dans les marges dépressionnaires de la plaine, des bras plus longs et plus sinueux (Fig. 4) ; ces bras qualifiés d'anastomoses possèdent, à cause de leur longueur, une pente plus faible que celle des chenaux de tressage proprement dits, donc des vitesses de courant plus faibles, des fonds constitués de sédiments plus fins (limons et sables), une plus grande profondeur et surtout une plus grande stabilité topographique.

3.2. Connexions avec l'aquifère alluvial

Parmi les phénomènes écologiques qui sont intégrés dans le concept de secteur fonctionnel, les interactions entre les milieux aquatiques et les milieux souterrains des niveaux supérieurs de l'aquifère alluvial, étudiées sur le Rhône depuis une dizaine d'années (JUGET *et al.*, 1976, 1979 ;GIBERT *et al.*, 1977, 1981 ; REYGROBELLET *et al.*, 1981), ne sont pas les moindres ; depuis le chenal principal jusqu'aux bras abandonnés les plus anciens, le rôle fonctionnel que joue, aux niveaux hydrologique et biologique, ce compartiment dit «interstitiel» est considérable : par exemple, il alimente en eau oligotrophe et tamponnée des milieux superficiels en voie d'eutrophisation, voire même d'atterrissement, générant ainsi une dystrophie caractéristique. Certains organismes épigés y effectuent tout ou partie de leur cycle vital (Crustacés, Insectes Coléoptères, Plécoptères, Odonates...) ; d'autres peuvent y migrer pour un temps, passivement ou activement, lors d'épisodes hydrologiques extrêmes (crues, étiages prolongés). Dans les deux cas, ils se trouvent associés (ou confrontés) aux organismes interstitiels proprement dits qui colonisent les eaux souterraines de tous les bassins fluviaux européens.

La nature et l'importance de ces connexions entre écosystèmes superficiels et souterrains ne sont pas les mêmes suivant les secteurs fonctionnels envisagés ; on peut citer deux exemples-types.

Un secteur à méandres, associé à un contexte de surcreusement du lit mineur en majorité induit par des aménagements (depuis le confluent Ain-Rhône jusqu'à Jons), crée des conditions d'échanges hydriques et biotiques particulièrement favorables. C'est dans un secteur de ce type qu'a pu être définie la «pellicule biologique» (Fig. 5), zone à capacité biogénique considérable située dans les deux premiers mètres de sédiments de la plaine alluviale ; sa structure (imbrication de biocénoses souterraines et superficielles) et les principes de son organisation fonctionnelle sont maintenant acquis (REYGROBELLET et DOLE, 1982 ; DOLE, 1983, 1984, 1985 ; REYGROBELLET, 1986). On a ainsi pu démontrer que sa composition faunistique est liée au degré de maturité des ensembles fonctionnels de ce secteur ; chacun des stades de la succession a pu être associé à une entité biocénotique au sein de laquelle les taxocénoses souterraines sont, du chenal vif au bras mort le plus ancien, de plus en plus importantes, diversifiées et adaptées au milieu interstitiel.

Par contre, dans un secteur à tressage et anastomose (Brégnier-Cordon), l'exhaussement général du plancher de la plaine réduit l'habitabilité des sédiments par ensablement partiel des interstices alluvionnaires. Ce n'est que dans la bande de tressage et les chenaux d'anastomose actifs que la granulométrie est suffisamment grossière pour que des contacts puissent s'établir entre les biocénoses superficielles et souterraines et qu'une pellicule biologique, cependant bien moins productrice que dans le secteur précédent, s'y développe. Mais si les relations faunistiques sont moins marquées, les relations hydriques entre les deux compartiments sont encore évidentes, et différencient toujours nettement les unités fonctionnelles superficielles (ROUX, 1982).

3.3. Successions écologiques et hétérogénéité

Outre les différences de nature et d'intensité des échanges avec l'aquifère alluvial d'une part, et la diversité des types de formes fluviales d'autre part, l'hétérogénéité d'habitats et de peuplements de chaque secteur fonctionnel dépend aussi de la coexistence d'unités fonctionnelles représentant différents stades d'évolution d'un même type de forme fluviale.

Cette hétérogénéité est nulle dans le secteur en gorge où une seule forme fluviale se manifeste (le chenal unique et encaissé dans un environnement montagneux) avec un seul mode de connexion avec les eaux souterraines (karst dans l'exemple choisi) et un seul stade d'évolution des écosystèmes ; s'agissant d'eaux courantes dont les fonds sont sans cesse remaniés on considère cette unité fonctionnelle comme juvénile. En effet, les écosystèmes lotiques du cours principal constituent le point de départ des successions écologiques qui se déroulent dans les chenaux abandonnés lors de leur transformation en eaux stagnantes puis en milieux semi-aquatiques et terrestres.

L'hétérogénéité est en principe assez forte dans le secteur de méandrage car le recoupement des méandres puis le déplacement relativement lent du chenal permettent le déroulement complet des successions écologiques aussi bien dans les anciens chenaux (séquence type : unité fonctionnelle d'eau libre à *Bosmina longirostris* puis u.f. à *Myriophyllo-Nupharetum*, u.f. à *Carex elata* et *Phragmites australis*, u.f. à *Salix cinerea* et *Alnus glutinosa*, u.f. à *A. glutinosa* et *Filipendula ulmaria*, u.f. à *A. glutinosa* et *Fraxinus excelsior* et enfin u.f. à *F. excelsior* et *Quercus robur*) que sur les milieux alluviaux terrestres. En réalité, les successions terrestres de ce type de

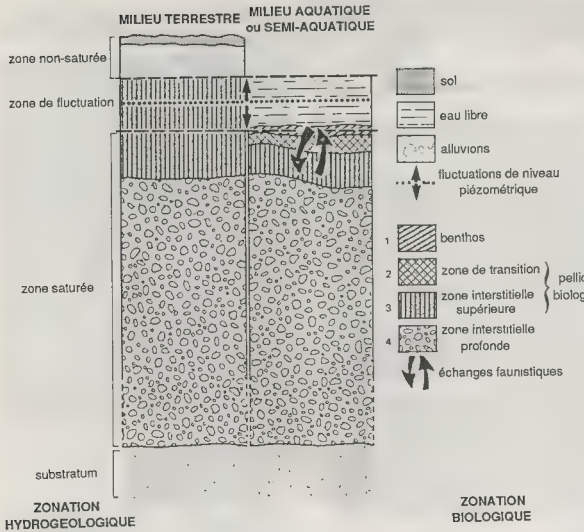

FIG. 5 — Profils schématiques dans l'hydrosysteme rhodanien illustrant la localisation de la pellicule biologique interstitielle et ses connexions éventuelles avec les milieux épigés (modifié d'après DOLE, 1984 et AMOROS *et al.*, 1987 a).

secteur ne sont pratiquement jamais observées dans les plaines du Haut-Rhône ; en effet la relative stabilité topographique des formes, la faible vitesse des eaux débordantes et la fertilité des sols liée à la finesse de la matière en suspension, ont encouragé les défrichements agricoles depuis le Moyen-Age ; l'agriculture n'épargne que les anciens lits ayant conservé un plan d'eau. L'hétérogénéité de ce secteur est donc préservée par l'existence d'anciens méandres abandonnés à l'époque historique ; le seul qui soit daté avec précision est celui du Saugey, recoupé vers 1690, et sur lequel on rencontre encore plusieurs unités fonctionnelles disposées en toposéquences (Fig. 2 D). Par ailleurs l'intérêt de ces formes fluviales vient de ce qu'elles sont relictuelles car le méandrage n'est plus un style géomorphologique fonctionnel : les méandres des Basses Terres à l'époque moderne, sont les vestiges d'un style fluvial qui semble avoir été dominant à l'époque gallo-romaine et s'être métamorphosé en tressage après le Moyen-Age.

Dans le secteur de tressage, l'hétérogénéité prend une valeur moyenne car si plusieurs types de formes fluviales s'y juxtaposent (bras secondaires, bancs, levées de berge, îles), les successions écologiques y sont tronquées par la dynamique fluviale très active qui provoque une forte instabilité topographique des biotopes. L'érosion incessante des berges et des îles empêche que les successions s'y développent au-delà des deux premiers stades (unité fonctionnelle à *Mehlotus alba* puis unité à *Salix purpurea*). Les divagations latérales des bras tressés et les reprises de sédiments sur les bouchons alluviaux rendent très improbables et très éphémères l'installation de communautés d'eau stagnante ; lorsque cela se produit, les plans d'eau se transforment en quelques années en milieux terrestres par comblement sableux lors des crues.

Le secteur de tressage et d'anastomose présente la plus forte hétérogénéité car aux propriétés de la bande de tressage centrale s'associent celles des bandes d'anastomose latérales. En effet, outre les caractères différents de ces deux types de chenaux, la relative stabilité topographique des chenaux anastomosés autorise le déroulement complet de successions écologiques aussi bien dans les anciens lits (séquence analogue à celle des anciens méandres) que sur les îles.

Cette hétérogénéité due au renouvellement des successions

écologiques par le jeu de la dynamique fluviale, qui détruit et construit des biotopes neufs, et au déphasage de ces successions, constitue une propriété fondamentale des secteurs fonctionnels. Cette propriété n'émerge qu'au niveau de ces écocomplexes ; elle n'apparaît pas au niveau de ce que l'on considère habituellement comme des écosystèmes (un plan d'eau ou une formation boisée par exemple) et que nous appelons unités fonctionnelles. L'intérêt de ce concept d'hétérogénéité spatio-temporelle a été aussi souligné par BLONDEL (1986) dans une perspective de biologie des populations et de biogéographie évolutive ; BLONDEL propose de désigner par «métaclimax (...) l'ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous également nécessaires au fonctionnement du système à l'échelle régionale» (p. 111). Pour notre part, dans le cadre de recherches appliquées à la gestion écologique de systèmes fluviaux (BRAVARD *et al.*, 1986), nous avons mis l'accent sur la concrétisation spatiale de ce concept et sur les conséquences pratiques que l'on peut en tirer. Nous avons appelé «spatioséquence» l'organisation dans l'espace d'un secteur fonctionnel, de toutes les unités fonctionnelles appartenant aux différents stades d'un même type de succession écologique ou chronoséquence. Cette organisation spatiale peut dépendre de la topographie, il s'agit alors du cas particulier de la toposéquence (voir les ensembles fonctionnels). En général, à l'échelle du secteur fonctionnel, la configuration est plus complexe et traduit la juxtaposition voire l'imbrication de plusieurs formes fluviales. C'est là que réside l'intérêt pratique de ce concept. L'identification sur le terrain (ou sur une carte écologique) des unités d'une spatioséquence permet de délimiter l'espace sur lequel les processus géomorphologiques, responsables de l'origine de cette séquence, ont fonctionné ou fonctionnent encore. Par exemple, dans un secteur de tressage-anastomose, le territoire occupé par les unités de la séquence des chenaux anastomosés (Fig. 4 C) permet de repérer et de délimiter un espace de relative stabilité où les écosystèmes possèdent une plus grande homéostasie, évoluent plus lentement et résistent mieux aux perturbations que les écosystèmes des spatioséquences de la bande de tressage.

On a vu aussi que ces processus de destruction d'écosystèmes, analogues aux chablis forestiers (encore que dans l'hydrosystème, à la destruction des peuplements s'ajoute la modification du biotope) que BLONDEL (1986) considère comme des «perturbations des écosystèmes», font intégralement partie du fonctionnement naturel de l'écocomplexe. Cependant l'Homme intervient souvent en réduisant ou en supprimant ces processus.

3.4. Les interventions humaines sur les secteurs fonctionnels

Chaque secteur fonctionnel se définit par des caractères propres qui conditionnent l'usage qui en est fait par les sociétés humaines ; ces caractères ont imposé des contraintes aux sociétés non techniciennes et offert des possibilités aux aménageurs de l'époque contemporaine.

Le secteur en gorge n'était pas navigable à cause de la vitesse du courant, de l'impossibilité d'établir un chemin de halage pour la remonte, et de la présence des pertes de Bellegarde, si bien que seul le flottage du bois était pratiqué jusqu'à la fin du 19ème siècle. Cette section, équipée dès 1871 à Bellegarde pour la production d'énergie mécanique, s'est révélée être la plus propice à la construction d'un escalier de barrages-réservoirs car l'ennoiement de la gorge a été techniquement possible, sans provoquer de conflits d'occupation de l'espace ; les barrages de Chancy-Pougny, Verbois et Génissiat ont alors été successivement construits.

A l'aval, le Rhône du 18ème siècle était, pour l'essentiel, un fleuve au style tressé que les sociétés riveraines étaient incapables de contrôler, faute de moyens techniques nécessaires. A cette époque les seuls travaux concernaient des épis et digues de pierres et de pieux destinés à détourner le courant des ponts et des petites cités marinières ; cette lutte contre l'érosion était incapable de contenir l'inondation mais a commencé à contracter la bande de tressage actif. Les changements majeurs ont commencé dans les années 1840 car le tressage, avec ses chenaux larges, peu profonds et mobiles, était un obstacle pour l'essor de la navigation à vapeur. Quelles qu'aient été les solutions techniques retenues le long du Rhône, elles ont toutes provoqué une concentration des eaux d'étiage dans le chenal de navigation, barré les bras secondaires et provoqué leur remblaiement par les eaux de crues chargées en matières en suspension.

Dans les années 1950-1980 sur le bas-Rhône, et depuis les années 1980 sur le Haut-Rhône, les plaines de tressage ont fait l'objet des aménagements hydroélectriques à dérivation de la Compagnie Nationale du Rhône ; la solution technique des canaux s'imposait car elle était la plus apte à valoriser des chutes intéressantes tout en économisant l'espace alluvial peuplé et productif. Par la construction d'ouvrages et par les modes d'exploitation de cet espace alluvial, l'Homme intervient de façon très inégale sur la structuration du paysage des secteurs fonctionnels à tressage. Il n'agit pas directement sur la genèse des peuplements qui occupent les paliers les plus bas de l'hydrosystème qui se caractérisent par des conditions écologiques très sévères : submersion et instabilité des dépôts. Ainsi, PAUTOU (1975) a montré que les peuplements d'herbacées ou de certains ligneux (*Salix*), en fixant les matériaux graveleux et en accentuant la sédimentation des sables, initiaient des successions écologiques sur les stades juvéniles desquelles on n'observait pas d'interventions humaines. En revanche, la pression anthropique s'affirme sur les stades intermédiaires établis sur les terrains qui ne sont inondés qu'en période de hautes eaux. Par les pratiques culturales et la longueur des cycles d'exploitation, peuvent être favorisés soit le maintien de peuplements de bois tendres (peupleraies à *Populus nigra*, aunaies à *Alnus incana*), soit l'accélération de l'implantation des bois durs (*Fraxinus excelsior, Ulmus minor*). Mais c'est dans les îles les plus hautes, qui se caractérisent par la présence de sols limoneux en rapport avec une nappe phréatique comprise entre 2 et 3 mètres de profondeur, que la capacité de diversification anthropique est maximale. Le très grand nombre d'essences forestières (*Quercus, Fraxinus, Ulmus, Juglans, Robinia, Populus, Acer, Tilia* etc.) rend possible un très grand nombre de combinaisons biotiques. Il existe d'autre part de nombreux substituts à la forêt alluviale : prairie à *Molinia caerulea*, prairie à *Arrhenatherum elatius*, peupleraies, champs de maïs, arboriculture etc. Il apparaît ainsi dans les secteurs de tressage un gradient de structuration anthropique du paysage en relation avec un gradient altitudinal qui correspond à une diminution des effets des eaux de submersion et à une augmentation des réserves en nutriments de couches superficielles des sols.

A la différence des secteurs de tressage qui ont subi une succession d'aménagements de nature différente et un cumul d'impacts, les secteurs sinueux ou rectilignes à chenal unique ont subi des mutations beaucoup plus atténuées. En effet la relative stabilité spatiale ne requérait pas de protection de berge et la lutte contre l'inondation fût interdite par la loi de 1858 qui érigeait le principe de l'intangibilité des plaines d'expansion des crues à l'amont des agglomérations comme Lyon ; par ailleurs la bonne profondeur du lit unique permettait la navigation aux débits d'étiage. Ces secteurs ont donc conservé un paysage d'autant plus naturel que l'arrêt de la navigation au début du siècle et l'abandon des coupes de bois ont permis une recolonisation forestière sur les rives. Le parti d'aménagement retenu pour l'ouvrage de Sault-Brénaz est

adapté à la géographie d'une section à très faible pente : le chenal unique et de grande capacité a fait l'objet d'un endiguement limité sur une vingtaine de kilomètres, sans qu'il soit nécessaire de dissocier un canal de grande longueur et le Rhône court-circuité propre aux secteurs de tressage.

4 — DISCUSSION

L'étude de l'ensemble des écosystèmes interactifs d'une plaine alluviale fluviale fait apparaître des propriétés qu'il convient de discuter aussi bien du point de vue de l'écologie théorique que de celui des applications. Nous envisagerons successivement les questions de connectivité puis de stabilité.

4.1. De la connectivité

Les analyses de fonctionnement, à l'échelle des ensembles ou des secteurs fonctionnels, mettent en évidence deux types de connectivité : une «connectivité verticale» qui traduit les relations entre sous-systèmes épigés et sous-systèmes souterrains, et une «connectivité horizontale» qui concerne les échanges entre les divers écosystèmes superficiels d'une part et souterrains d'autre part.

Un exemple de connectivité verticale maximale est fourni par le bas cours de l'Ain dans le secteur proche de sa confluence avec le Rhône, où l'instabilité des biotopes superficiels est associée à une granulométrie particulièrement grossière et à une très forte variabilité des niveaux d'eau, y compris en période d'étiage (BRAVARD, 1986). Dans le lit principal en perpétuel remaniement, ces conditions favorisent la colonisation des zones profondes des sédiments par les invertébrés benthiques qui sont présents en forte densité jusqu'à plus d'un mètre de profondeur et ne semblent pas entrer en compétition avec les organismes souterrains proprement dits, très abondants et diversifiés dans cette aire biogéographique (REYGROBELLET, 1986). Une connectivité horizontale du même ordre de grandeur existe dans tout le sous-écoulement du cours principal et une véritable stratégie migratoire d'évitement des stress hydrauliques, déjà observée dans certains secteurs rhodaniens (GACHIGNARD et EL HAMDI, 1984 ; GACHIGNARD et BERLY, 1986 ; MARMONIER et DOLE, 1986), peut se mettre en place au niveau des organismes benthiques et interstitiels, conférant ainsi au système une résilience particulièrement forte.

Dans les bras secondaires, et jusque dans les espace semi-aquatiques de la plaine alluviale, une importante connectivité entre compartiments superficiel et souterrain peut également se manifester ; elle détermine toujours une forte mixité des peuplements interstitiels, mais structure et dynamique de la pellicule biologique sont modifiées. L'intensité des flux hydriques et minéraux diminuant à mesure qu'on s'éloigne du chenal, on voit se substituer à une organisation spatiale marquée de la faune, qui correspond à une stratégie de répartition des biocénoses conditionnée par les modifications régulières du milieu (crues), une certaine «inorganisation» associée à une variabilité temporelle qui traduisent des conditions de milieux moins restrictives (DOLE et CHESSEL, 1986). Dans les zones de la plaine alluviale totalement isolées des crues (particulièrement dans les espaces semi-aquatiques), c'est le battement de la nappe qui devient le facteur physique déterminant, et certains cycles vitaux originaux lui sont intimement liés. C'est, par exemple, le cas du Coléoptère phréatobie *Siettitia avenionensis*, Dytiscidé dont le stade nymphal exige le passage par une écophase terrestre dans la zone non saturée (RICHOUX et REYGROBELLET, 1986). C'est également le cas de l'Odonate *Sympetrum striolatum* (REYGROBELLET et CASTELLA, 1987), dont les premiers stades larvaires peuvent être trouvés jusqu'à 2 mètres de profondeur dans les sédiments, constituant ainsi pour l'espèce un stock potentiel de recolonisation (en cas de sécheresse et/ou de gel mettant en danger la population larvaire superficielle) qui peut s'ajouter aux stratégies bien connues que développent ces insectes colonisant les milieux aquatiques temporaires (WIGGINS *et al.*, 1980).

Malgré l'effet décolmatant exercé par les faunes benthique et interstitielle («anti-clogging process», DANIELOPOL, 1983), le «vieillissement» de ces ensembles fonctionnels éloignés du cours principal va toujours dans le sens de la réduction de la connectivité, par colmatage progressif et atterrissement. Les échanges faunistiques diminuant, seule subsiste une certaine connectivité hydrique transitoire.

Les circulations d'eau interstitielles jouent un rôle très important comme vecteurs de nutriments. C'est plus particulièrement le cas des secteurs à méandres où se juxtaposent les anciens chenaux colonisés par des groupements végétaux hydromorphes et des palners topographiquement plus élevés (les anciennes berges) présentant une couverture limoneuse très attractive pour l'agriculture intensive. L'exemple de l'«île» du Saugey, comprise entre le chenal principal du Rhône et un méandre recoupé depuis 3 siècles, est très révélateur de cette situation (Fig. 1). Les travaux de PINAY et LABROUE (1986) sur la plaine de la Garonne, ont montré la capacité d'épuration des forêts hydromorphes à base d'*Alnus glutinosa* établies dans les anciens méandres : les ligneux interviennent par absorption racinaire et par dénitrification lorsque les sols sont soumis à des conditions d'anaérobiose. L'enrichissement de la strate herbacée en nitratophiles, qu'on observe dans les forêts alluviales des principaux systèmes fluviaux comme la vallée de la Garonne, est révélatrice de ces phénomènes de transfert entre ces deux unités de la plaine d'inondation.

La plaine d'inondation se caractérise par l'existence de structures spatiales linéaires, également génératrices de connectivité. C'est le cas des bras de tressage qui sont à un stade avancé d'évolution par comblement du talweg. Ces anciens chenaux sont favorables à l'installation d'un grand nombre d'espèces végétales qui recherchent des sols riches en éléments fins et bien alimentés en eau (*Ulmus minor, Quercus robur, Populus alba, Alnus incana, Cratægus monogyna* etc.). Ces couloirs permettent une progression rapide des espèces et une diffusion centrifuge sur les replats bordant ces anciens chenaux ; ils établissent aussi une liaison entre les peuplements situés à l'amont et ceux qui sont à l'aval. A des pas de temps compris entre la décennie et le siècle, les divagations latérales du chenal dans la plaine augmentent la connectivité du secteur fonctionnel en mettant en contact des groupements végétaux jusque là éloignés. Les anciens lits qui se sont creusés au pied des collines constituées par des poudingues ou des molasses ou encore des terrasses fluvio-glaciaires occupées par des Charmaies (*Carpinus betulus*) mésophiles, hébergent des groupements hydromorphes particuliers à base d'*Alnus glutinosa, Quercus robur* et *Carpinus betulus*, alors que le Charme est absent des anciens chenaux qui sont éloignés des marges de l'hydrosystème (connectivité très faible).

Les interventions humaines peuvent augmenter la connectivité. C'est le cas des constructions d'ouvrages identiques sur plusieurs kilomètres tels les digues et les contre-canaux. Ces longues bandes de terrains assurent la diffusion et, parfois l'explosion démographique, d'espèces photophiles à large amplitude écologique (*Robinia pseudacacia, Sambucus ebulus, Ailanthus glandulosa, Buddleia variabilis, Polygonum sachalinense* etc.).

Les effets de la connectivité horizontale entre les éléments aquatiques épigés de chaque secteur fonctionnel ont été exposés en détail par AMOROS et ROUX (1987). La production planctonique des unités d'eaux stagnantes est d'autant plus élevée que leur connectivité avec le cours principal est plus faible. Cependant, en fonction de cette connectivité, une partie de la biomasse produite peut être entraînée dans les eaux courantes du cours principal et contribuer ainsi à la productivité de ce dernier. La production piscicole des unités d'eau courante dépend de leur connectivité avec les unités d'eau stagnante où temporaire non seulement à cause de cet apport nutritif mais aussi parce que bon nombre d'espèces de poissons trouvent dans ces unités connexes, des lieux propices à leur reproduction et à la croissance de leurs alevins ; ce sont aussi ces unités qui leur servent d'abri et leur permettent de survivre aux crues violentes du fleuve ou aux pollutions accidentelles. Cette fonction d'abri, qui concerne aussi de nombreux Invertébrés, assure la restauration des peuplements du cours principal après de tels événements et contribue ainsi à la résilience de ce système.

La connectivité entre unités aquatiques épigées de l'hydrosystème ne peut être mesurée par une simple distance ; en effet cette connectivité dépend du niveau de l'eau dans le cours principal donc de son débit ce qui entraîne la nécessité de prendre en compte d'une part les fluctuations de la connectivité à des pas de temps relativement courts (échelle intra-annuelle), et d'autre part, la topographie du secteur fonctionnel qui détermine la possibilité de connexion hydrique pour chaque variation de niveau

De plus, cette connectivité évolue aussi à l'échelle de temps historique (décennies à siècles) puisque parmi les processus évolutifs naturels, les recoupements de méandres, ou les dépôts d'alluvions aux embouchures des bras-morts, ou encore le développement de la végétation palustre, par exemple, tendent à la réduire. Les interventions humaines agissent généralement dans le même sens : la construction de digues pour favoriser la navigation ou lutter contre les inondations, et les aménagements hydroélectriques isolent le plus souvent le cours principal des autres unités fonctionnelles de la plaine. En outre, les endiguements restreignent la dynamique fluviale en empêchant les divagations latérales et par conséquent interdisent la régénération des successions écologiques donc la création d'unités juvéniles fortement connectées au cours principal.

Pour ces raisons, nous avons recommandé aux gestionnaires de veiller à la préservation de la connectivité et, par exemple, lors d'aménagements hydroélectriques comme celui de Brégnier-Cordon (Haut-Rhône, km 100), de rétablir certaines connexions soit en détruisant des digues anciennes, soit en enlevant les alluvions déposées aux embouchures de bras-morts, soit encore en exhaussant le niveau de l'eau dans le cours principal court-circuité par construction de seuils immergés à la condition que ces derniers n'interrompent pas la connectivité longitudinale (construction de passes ou d'échelles à poissons au niveau de ces seuils).

4.2. De la stabilité relative

Le terme de stabilité désigne en fait la perception du comportement d'un système. Il faut donc toujours préciser d'une part les limites spatiales du système considéré, ce qui revient à définir le niveau de perception de l'espace choisi, et d'autre part l'échelle de temps retenue c'est-à-dire la durée de l'observation.

Ainsi, considérons un niveau de perception habituellement utilisé par les biologistes, l'échelle des communautés vivantes, par exemple celle d'une unité fonctionnelle semi-aquatique comme un marais à *Carex elata* (PAUTOU *et al.*, 1979). L'«instabilité hydrique», c'est-à-dire les oscillations verticales de la nappe d'eau (fluctuations saisonnières observées pendant plusieurs années), constitue une contrainte écologique qui maintiendra cet écosystème semi-aquatique en l'état pendant plusieurs années. On peut considérer dans ce cas que l'unité fonctionnelle (communautés vivantes) est stable à l'échelle de la décennie.

Changeons de référentiel et examinons maintenant la totalité d'un secteur fonctionnel, par exemple un secteur de tressage sur une durée de l'ordre du siècle (BRAVARD *et al.*, 1986). Nous constatons une instabilité de chaque unité élémentaire de ce système. En effet, la dynamique fluviale crée de nouveaux biotopes (bras secondaires, bancs, îles) sur lesquels s'établissent des écosystèmes qui se transforment sous l'action de processus autogènes (eutrophisation, atterrissement) et de processus allogènes (alluvionnement). Ces écosystèmes sont détruits par les phénomènes d'érosion de la dynamique fluviale, bien souvent avant d'avoir atteint le stade ultime de leur évolution. Construction et destruction sont étroitement liées et représentent un exemple de processus réversible (AMOROS *et al.*, 1987b). Si la destruction des écosystèmes ne se produit pas, tous les écosystèmes «vieillissent», les entités fonctionnelles correspondant aux stades intermédiaires des successions disparaissent progressivement et seuls subsistent les stades ultimes des successions. Dans un secteur de tressage actif, la réversibilité des processus géomorphologiques, en provoquant une instabilité au niveau des communautés vivantes, assure une stabilité globale du secteur considéré comme un tout, à l'échelle des décennies au siècle.

Dans les pays industrialisés, cette stabilité globale à l'échelle du secteur fonctionnel appartient pratiquement au domaine de l'histoire car, à de très rares exceptions près, tel le cours inférieur de l'Ain (BRAVARD, 1986), les endiguements ont (comme nous l'avons vu précédemment à propos de la connectivité) restreint la dynamique fluviale et empêchent donc la réalisation de ces processus de régénération. Il convient par conséquent, dans les rares cas où c'est encore possible, de proposer aux gestionnaires d'essayer de préserver ces processus évolutifs. En effet, outre les impacts directs des aménagements sur l'arrêt de la dynamique fluviale, ces processus de régénération sont menacés par des impacts indirects et différés dans le temps. C'est le cas pour la plaine du cours inférieur de l'Ain où s'observe l'incision du lit mineur accentué par un phénomène d'érosion régressive à partir de l'enfoncement du Rhône suite aux endiguements de 1880 ; cette incision tend à réduire l'espace de réversibilité où s'exercent encore les processus de régénération (AMOROS *et al.*, 1986), c'est la raison pour laquelle, dans son projet d'aménagement de la confluence Ain-Rhône, la Compagnie Nationale du Rhône prévoit de construire un seuil immergé destiné à arrêter l'érosion régressive et l'enfoncement du lit de l'Ain

CONCLUSION

Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel, apparentés à celui, plus général, d'écocomplexe sont fondés sur les structures spatiales où s'exercent les processus prédominants du fonctionnement et de l'évolution des plaines d'inondation des grands cours d'eau (flux hydriques, dynamique fluviale, interventions humaines). En nous focalisant sur l'organisation spatiale des phénomènes, en considérant l'hétérogénéité et les interactions entre les éléments adjacents de l'écocomplexe, en étudiant des systèmes et des sous-systèmes où interagissent des processus naturels et des processus induits par les activités humaines, nous nous situons dans le cadre de ce qu'il est convenu d'appeler «l'écologie du

paysage». Cette démarche holistique qui intègre aussi la dimension historique des phénomènes, nous a permis de faire progresser aussi bien les recherches fondamentales sur les systèmes fluviaux, que leurs applications en tant qu'aide à la gestion.

Dans le domaine de l'écologie fondamentale, les études au niveau d'organisation des secteurs fonctionnels ont mis en évidence les mécanismes responsables de la genèse et de l'évolution des différents types d'«écosystèmes». C'est aussi à ce niveau que peuvent être abordées la question de la connectivité et ses conséquences tant sur la productivité de certains éléments de l'écocomplexe (par exemple celle des poissons du cours principal), que sur les mécanismes régulateurs à l'échelle de l'écocomplexe (résilience face à l'instabilité des biotopes ou face à une pollution aigüe transitant par le cours principal par exemple). Des propriétés nouvelles émergent à l'échelle du secteur fonctionnel telles l'hétérogénéité d'habitats et de peuplements qui caractérise chaque type de secteur, ou le mode d'agencement des différentes unités fonctionnelles qui conditionne leurs échanges éventuels. La capacité de régénération des successions écologiques représente une autre de ces propriétés ; ces phénomènes posent le problème de la stabilité globale à l'échelle du secteur, ou en d'autres termes, de la nécessité de l'instabilité des unités fonctionnelles pour assurer la perpétuation des communautés correspondant aux stades pionniers et intermédiaires des successions

Dans le domaine des applications, la perception du fonctionnement écologique à ces échelles s'est concrétisée de deux manières. L'application du concept de connectivité a abouti à la décision de conserver ou de rétablir les connexions entre le cours principal du Haut-Rhône et d'autres unités aquatiques de l'écocomplexe. La prise en compte des processus évolutifs par les gestionnaires s'est notamment traduite lors de projets d'aménagements, par l'étude des possibilités de maintenir les capacités des successions écologiques en préservant les processus de la dynamique fluviale.

BIBLIOGRAPHIE

AMOROS (C.) & BRAVARD (J.P.), 1985. — L'intégration du temps dans les recherches méthodologiques appliquées à la gestion écologique des vallées fluviales : l'exemple des écosystèmes aquatiques abandonnés par les fleuves. *Sciences de l'Eau*, 4 : 349-364

AMOROS (C.), BRAVARD (J.P.), PAUTOU (G.), REYGROBELLET (J.L.), & ROUX (A.L.), 1986. — Essai de synthèse et prévisions. Chap. 9 *in* : recherches interdisciplinaires sur les écosystèmes de la plaine de l'Ain (France) : potentialités évolutives et gestion. *Doc. Cartogr Ecologique*, 29 : 147-160.

AMOROS (C.) & ROUX (A.L.), 1988. — Interaction between water bodies within the floodplains of large rivers : function and development of connectivity. *Münstersche Geographische Arbeiten*, 29 : 125-130

AMOROS (C.), ROUX (A.L.), REYGROBELLET (J.L.), BRAVARD (J.P.) & PAUTOU (G.), 1987 (a). — A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *Regulated Rivers*, 1 : 17-36.

AMOROS (C.), ROSTAN (J.C.), PAUTOU (G.) & BRAVARD (J.P.), 1987 (b). — The reversible process concept applied to the environmental management of large river systems. *Environmental Management*, 11 (5) : 607-617.

BERDOULAY (V.) & PHIPPS (M.) (edit.), 1985. — *Paysage et système. De l'organisation écologique à l'organisation visuelle*. Editions Université d'Ottawa (Canada), 195 p.

BERGERON (Y.), BOUCHARD (A.), GANGLOFF (P.) & CAMIRE (C.), 1983. — La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des Cantons d'Hébécourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec. *Etudes Ecologiques*, 9 : 1-169.

BEROUTCHACHVILI (N.) & BERTRAND (G.), 1978. — Le géosystème ou «système territorial naturel». *Rev. Géogr. Pyr. et Sud-Ouest*, 49 (2) : 167-180.

BERTRAND (G.), 1968. — Paysage et géographie physique globale. Esquisse méthodologique. *Rev. Géogr. Pyr et Sud-Ouest*, 39 (3) : 249-272

BERTRAND (G.), 1972. — Les structures naturelles de l'espace géographique. L'exemple des Montagnes cantabriques centrales (Nord-Ouest de l'Espagne). *Rev. Géogr. Pyr. et Sud-Ouest*, 43 (2) 175-206

BLANDIN (P.) & LAMOTTE (M.), 1985. — Écologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. Pages 139-162 *in* LAMOTTE (M.) (Edit.) : *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris, 175 p.

BLONDEL (J.), 1979. — *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 173 p.

BLONDEL (J.), 1986. — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 221 p.

BOUCHARD (A.), BERGERON (Y.), CAMIRE (C.), GANGLOFF (P.) & GARIEPY (M.), 1985. — Proposition d'une méthodologie d'inventaire et de cartographie écologique : le cas de la MRC du Haut-Saint-Laurent. *Cah. Géogr. Québec*, 29 : 79-95

BRAVARD (J.P.), 1986. — La basse vallée de l'Ain : dynamique appliquée à l'écologie. Chap. 2 *in* : recherches interdisciplinaires sur les écosystèmes de la basse-plaine de l'Ain (France) : potentialités évolutives et gestion. *Doc. Cartogr. Écologique*, 29 : 17-43.

BRAVARD (J.P.), 1987. — *Le Rhône. Du Léman à Lyon*. La Manufacture, Lyon, 452 p.

BRAVARD (J.P.), AMOROS (C.) & PAUTOU (G.), 1986. — Impacts of civil engineering works on the succession of communities in a fluvial system : a methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River. *Oikos*, 47 (1) : 92-111.

CARBIENER (R.), 1983. — Le grand Ried Central d'Alsace : écologie d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Ecol*, 14 (4) : 249-277.

CURRY (R.R.), 1972. — Rivers. A geomorphic and chemical overview. Pages 9-31 *in* OGLESBY (R.T.), CARLSON (C.A.) & Mc CANN (J.A.) (Edit.). *River ecology and man*. Academic Press, New-York

CUMMINS (K.W.), MINSHALL (G.W.), SEDELL (J.R.), CUSHING (C.E.) & PETERSEN (R.C.), 1984. — Stream ecosystem theory. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 22 : 1818-1827.

DANIELOPOL (D.L.), 1983. — Ecological investigations on the alluvial sediments of the Danube in the Vienna area. *Verh. Int Ver Limnol*, 22 : 1755-1761.

DECAMPS (H.), 1984. — Towards a landscape ecology of river valleys. Pages 163-178 *in* COOLEY (J.H.) & GOLLEY (F.B.) (Edit.) : *Trends in ecological research for the 1980s*. Plenum Publ Corpor

DOLE (M.J.), 1983. — Le domaine aquatique souterrain de la plaine alluviale du Rhône à l'est de Lyon. 1. Diversité hydrologique et biocénotique de trois stations représentatives de la dynamique fluviale. *Vie et Milieu*, 33 (3-4) : 219-229

DOLE (M.J.), 1984. — Structure biocénotique des niveaux supérieurs de la nappe alluviale à l'est de Lyon. *Mem. Biospéol.*, 11 (38) : 17-26

DOLE (M.J.), 1985 — Le domaine aquatique souterrain de la plaine alluviale du Rhône à l'est de Lyon. 2. Structure verticale des peuplements des niveaux supérieurs de la nappe *Stygologia*, 1 (3) 270-291

DOLE (M J.) & CHESSEL (D.), 1986. — Stabilité physique et biologique des milieux intersticiels ; cas de deux stations du Haut-Rhône. *Annls. Limnol.*, 22 (1) : 69-81.

FORMAN (R T.T.) & GODRON (M.), 1986. — *Landscape ecology*. Wiley & Sons, New-York, 620 p.

FRISSELL (C.A.), LISS (W.J.), WARREN (C.E.) & HURLEY (M.D.), 1986. — A hierarchical framework from stream habitat classification : viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10 (2) : 199-214.

GASCHIGNARD (O.) & EL HAMDI, 1984. — La granulométrie du sédiment et l'évolution du benthos dans un bras vif du Rhône. *Rev. Fr. des Sc. de l'Eau*, 3 : 279-293.

GASCHIGNARD (O.) & BERLY (A.), 1986. — Impact of large discharge fluctuations on the macroinvertebrate populations downstream a dam *Acts 3rd int. symp. on regulated streams*, Edmonton (August 1984) : 145-161.

GIBERT (J.), GINET (R.), MATHIEU (J.), REYGROBELLET (J.L.) & SEYED-REIHANI (A.), 1977. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. IV — Le peuplement des eaux phréatiques : premiers résultats *Annls. Limnol*, 13 (1) : 93-97.

GIBERT (J.), GINET (R.), MATHIEU (J.) & REYGROBELLET (J.L.), 1981. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. IX — Analyse des peuplements de deux stations phréatiques alimentant des bras-morts. *Int. Journ. Speleol*, 11 : 141-158.

GOLLEY (F.B.), 1987. — Introducing landscape ecology. *Landscape Ecology*, 1 : 1-3

HADAC (E.), 1977. — Complex interdisciplinary investigation of landscape. Landscape Planning, 4 : 333-368.

HUET (M.), 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Zeit. Hydrol*, 11 332-351.

HYNES (H.B.N.), 1975. — The stream and its valley. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 19 . 1-15

HYNES (H.B.N.), 1983. — Groundwater and stream ecology. *Hydrobiologia*, 100 : 93-99

JUGET (J.), AMOROS (C.), GAMULIN (D.), REYGROBELLET (J.L.), RICHARDOT (M.), RICHOUX (P.) & ROUX (C.), 1976. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. II. Étude hydrologique et écologique de quelques bras-morts. Premiers résultats. *Bull. Ecol*, 7 (4) : 479-492.

JUGET (J.), YI (B.J.), ROUX (C.), RICHOUX (P.), RICHARDOT-COULET (M.), REYGROBELLET (J.L.) & AMOROS (C.), 1979. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. VII. Le complexe hydrographique de la «Lône des Pêcheurs» (anciennement méandre du Rhône). *Schweiz. Z. Hydrol.*, 41 (2) : 395-417.

JURDANT (M.), BELAIR (J.L.), GERARDIN (V.) & DUCRUC (J.P.), 1977. — L'inventaire du capital-nature. Méthode de classification et de cartographie du territoire (3ème approximation). *Sér. Classif. écol. du Territoire*, n°2 : 202 p. Édit. Pêches et Environnement Canada

KELLERHALS (R.) & CHURCH (M.), 1986. — The morphology of large rivers : characterization and management. *Communic. Large Alluvial River Systems Conference (Toronto, Canada).*

KONDRACKI (J.) & RICHLING (A.), 1972. — Synthetic physicogeographical research. *Geographia Polonica*, 22 : 13-25.

LONG (G.), 1974. — *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire* T.1 : *principes généraux et méthodes*. Masson et Cie., Paris, 252 p.

LONG (G.), 1985. — Phyto-écologie et aménagement rural. Pages 57-97 *in LAMOTTE (M.) (Edit.) : Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson et Cie., Paris, 175 p

LEWIN (J.), 1977. — Channel pattern changes. Pages 167-184 *in* GREGORY K.J. (edit.) : *River channel changes*. J. Wiley & Sons, Chichester.

MARMONIER (P.) & DOLE (M. J.), 1986 — Les Amphipodes des sédiments d'un bras court-circuité du Rhône. Logique de répartition et réaction aux crues. *Sciences de l'Eau*, 5 : 461-486.

NEEF (E.), 1982. — Stages in the development of landscape ecology. Pages 19-27 *in* TJALLINGI S.P. & DE VEER A.A. (Edit.) · Perspectives in landscape ecology. Pudoc. Wageningen (NL).

PAUTOU (G.), 1975. — *Contribution à l'étude écologique de la plaine alluviale du Rhône entre Seyssel et Lyon*. Thèse Doct. État. Univ. Sc. Méd. Grenoble, 375 p

PAUTOU (G.), GIREL (J.), LACHET (B.) & AIN (G.), 1979 —Recherches écologiques dans la Vallée du Haut-Rhône français. *Doc. Cartogr. Ecol.*, 22 . 5-63, 2 cartes H.T.

PINAY (G.) & LABROUE (L.), 1986. — Une station d'épuration naturelle des nitrates transportés par les nappes alluviales : l'aulnaie glutineuse *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 302, Série III, 17 : 629-632

REYGROBELLET (J.L.), 1986. — Importance des flux souterrains dans la caractérisation fonctionnelle du lit principal chap. 7 *in* : Recherches interdisciplinaires sur les écosystèmes de la basse-plaine de l'Ain (France) : potentialités évolutives et gestion. *Doc. Cartogr. Ecologique*, 29 : 123-133

REYGROBELLET (J.L.), MATHIEU (J.), GINET (R.) & GIBERT (J.), 1981. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. VIII. Hydrologie de deux stations phréatiques dont l'eau alimente des bras-morts. *Int. Journ. Spéléol.*, 11 (1-2) : 129-139.

REYGROBELLET (J.L.) & DOLE (M.J.), 1982. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. XVII Le milieu interstitiel de la Lône du Grand-Gravier ; premiers résultats hydrographiques et faunistiques *Polskie Arch. Hydrobiol.*, 29 (2) : 485-500.

REYGROBELLET (J.L.) & CASTELLA (E.), 1987. — Some observations on the utilization of groundwater habitats by Odonata larvae, in a astatic pool of the Rhône alluvial plain (France) *Adv. Odonatol.*, 3 : 127-134

RICHARD (J.F.), 1974. — Paysage, écosystème et environnement Une approche géographique *ORSTOM*. Adopodoumé, Côte d'Ivoire, 28 p.

RICHOUX (P.) & REYGROBELLET (J.L.), 1986. — First report on the ecology of the phreatic beetle *Siettitia avenionensis* Guignot (Coleoptera Dytiscidae). *Act. 22 Intern. Congr. Entomology* (Hambourg), *Entomologia Basiliensia*, 11 : 371-384

RICHARDOT-COULET (M.), AMOROS (C.), REYGROBELLET (J.L.) & ROUX (A.L.), 1982. — Diagnose des ensembles fonctionnels aquatiques définis sur le Haut-Rhône français. Application à une cartographie écologique d'un système fluvial. *Eau du Québec*, 15 (2) : 146-153

RISSER (P.G.), 1986. — Landscape pattern and the distribution of materials, nutrient and energy *INTECOL Symposium on Landscape Ecology (Syracuse, USA, 1986).*

ROSTAN (J.C.), AMOROS (C.), JUGET (J.), 1987. — The organic content of the surficial sediment : a method for the study of ecosystem development in abandoned river channels. *Hydrobiologia*, 148 · 45-62.

ROUX (A.L.) (ouvrage collectif publié sous la direction de), 1982. — *Cartographie polythématique appliquée à la gestion écologique des eaux ; étude d'un hydrosystème fluvial : le Haut-Rhône français*. Edit. CNRS, Centre Région. Publ. Lyon, 116 p

SCHUMM (S.A.), 1973. — Geomorphic thresholds and complex response of drainage system. Pages 229-310 *in* MORISAWA (edit.), *Fluvial Geomorphology*, G. Allen & Unwin, London

SCHUMM (S.A.), 1977. — *The fluvial system*. Wiley & Sons, New-York, 328 p.

SMITH (D.G.), 1983. — Anastomosed fluvial deposits : modern examples from western Canada. *Spec. Publs. Int. Ass. Sediment*, 6 : 155-168.

STARKEL (L.), 1983. — The reflecton of hydrologic changes in the fluvial environment of the temperate zone during the last 15,000 years. Pages 213-235.*in* GREGORY V.G. (edit.). *Background to palaeohydrology*. Wiley & Sons, Chichester.

TANSLEY (A.), 1983. — The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16 : 284-307.

TRICART (J.), 1979. — Paysage et écologie. *Rev. de Géomorphologie dynamique*, 28 (3) : 81-95

TRICART (J.) & KILIAN (J.), 1978. — L'écogéographie et l'aménagement du milieu naturel. *Coll. Hérodote*, F. Maspero, Paris, 326 p.

WELCOMME (R.L.), 1985. — River fisheries. *F.A.O. Fish. Tech. Pap.* (262), 330 p.

WIGGINS (G.B.), MAC KAY (R.J.), SMITH (I.M.), 1980. — Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. Arch. Hydrobiol., suppl. 58, 97-206.

Bull Ecol., t. 19, 4, 1988, p. 547-555

RECHERCHE D'UNE ENTITÉ ÉCOLOGIQUE CORRESPONDANT À L'ÉTUDE DES PAYSAGES : LA NOTION D'ÉCOCOMPLEXE

par Patrick BLANDIN

Laboratoire d'Écologie générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château — 91800 BRUNOY

et Maxime LAMOTTE

Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Paysage - Écocomplexe - Écosystème - Géosystème -Hétérogénéité - Interactions - Propriétés émergentes.

RÉSUMÉ
(Article de synthèse)

Quelques concepts susceptibles d'être utilisés en écologie du paysage sont discutés. Le concept d'écosystème, en dépit d'un usage universel depuis LINDEMAN, ODUM et le Programme Biologique International, reste ambigu. Il est critiqué par les géographes, en raison de son caractère biocentrique, trophique et non spatial. Certains géographes français ont tenté de promouvoir le concept de géosystème, né en U R S.S.. Celui-ci, malheureusement, donne lieu à des utilisations trop confuses. Les récents progrès de l'écologie font apparaître l'intérêt de considérer un niveau d'intégration supérieur à celui de l'écosystème : des écosystèmes interactifs, naturels ou modifiés, produits par une histoire écologique et humaine commune, montrent des propriétés émergentes dans leur structure, leur dynamique et leur composition spécifique. Les auteurs proposent d'utiliser le terme d'écocomplexe pour désigner de tels systèmes écologiques, qui correspondent à l'échelle convenable tant pour les études fondamentales en écologie du paysage que pour l'aménagement des territoires.

KEY-WORDS : Landscape - Ecocomplex - Ecosystem - Geosystem -Heterogeneity - Interactions - Emergent properties

SUMMARY
(Review scientific paper)

An ecological entity corresponding to the study of landscapes : the ecocomplex

Some concepts related to landscape ecology are discussed. The ecosystem concept, despite of a worldwide use since LINDEMAN, ODUM and the International Biological Programm, remains ambiguous and is criticized by geographs, because of its biocentric, trophic and a-spatial character. Some french geographs have tried to promote the concept of geosystem, first coined in the Soviet Union. This concept, unfortunately, appears to be used with too much confusion. Actually, recent progresses in ecology have pointed out the interest of a level of integration above the ecosystem. Interactive natural and man-modified ecosystems, produced through a common ecological and human history, show emergent properties in their structure, dynamics and species composition. The authors suggest to use the term ecocomplex for such ecological systems, which correspond to the correct scale for fundamental landscape ecology and for management.

Le terme de paysage évoque pour tous la relation qui s'établit, en un lieu et à un moment donné, entre un observateur et le milieu qui l'entoure. Au travers des filtres sensoriels et culturels qui caractérisent sa personnalité, l'observateur saisit et ressent ce qui devient alors pour lui un **spectacle vécu**, porteur de signification (BERDOULAY et PHIPPS, 1985 ; ROUGERIE, 1988). Pour le Géographe en particulier, le paysage est devenu, tout comme pour le peintre, un objet central d'intérêt dans la mesure où il évoque pour lui les «spectacles terrestres» qui sont la source même de tous ses travaux, comme le rappelait en 1899 VIDAL DE LA BLACHE lui-même : «La géographie est une vieille science, mais elle se rajeunit périodiquement à mesure qu'elle se retrempe à ses sources vives, c'est-à-dire à la diversité des spectacles terrestres» (cité par PINCHEMEL, 1970).

L'Écologie, de son côté, s'est donné pour tâche l'étude des divers niveaux d'organisation de la matière vivante qui vont de l'individu à la biosphère. Dans un domaine aussi étendu, cependant, la caractérisation des «niveaux» reste un problème majeur dont la solution, si elle existe, est loin d'être trouvée. La population, monospécifique, est sans doute l'un des mieux définissables, comme aussi la Biosphère, ensemble de tous les organismes vivants de notre planète. Entre ces deux extrêmes, de multiples entités peuvent être décrites, fondées sur des limites géographiques, des types de milieux, des groupes taxinomiques ou fonctionnels. Selon le problème posé, c'est l'une ou l'autre de ces entités qui s'avérera la plus utilisable ou, si l'on préfère, présentera la plus grande valeur heuristique.

Des études particulièrement nombreuses ont été consacrées à ce jour aux taxicénoses et aux guildes, qualifiées de peuplements. Plus récemment, à la faveur du développement au moins temporaire d'équipes structurées d'écologistes dans le cadre du Programme Biologique International, des recherches ont abordé le niveau plus complexe des écosystèmes et fait apparaître diverses caractéristiques de leur fonctionne-

ment en s'appuyant d'ailleurs sur des analyses de plus en plus précises.

Des types d'écosystèmes très divers ont été ainsi pris en compte, aquatiques ou terrestres, forestiers ou herbacés, de régions chaudes ou froides. La préoccupation d'analyse fonctionnelle du réseau trophique et des flux d'énergie qui a souvent prédominé dans ces recherches, en réaction contre les travaux surtout descriptifs des associations végétales des décennies précédentes, a naturellement conduit à choisir des milieux bien délimités — comme peut l'être par exemple un étang — ou relativement homogènes, c'est-à-dire présentant une structure nettement répétitive — comme peuvent l'être des prairies ou certaines forêts climaciques —.

Il apparaît toutefois avec de plus en plus d'évidence que les problèmes écologiques ne sauraient être limités à des milieux homogènes. De fait, l'hétérogénéité structurale — et donc fonctionnelle — est sans doute un des traits dominants du monde qui nous entoure et cela d'autant plus que la superficie considérée est plus grande. Elle saute ainsi aux yeux à l'échelle des «paysages» que considère le géographe. Or ces milieux divers intriqués les uns dans les autres, avec des formations végétales différentes, des cours d'eau et des lacs, des cultures, ne sont pas simplement juxtaposés. Il existe entre eux des échanges, nombreux et variés, de substances chimiques et d'eau mais aussi d'animaux, de diaspores. Pour certains milieux, même, la persistance n'est possible que par suite de la présence de certains autres au voisinage. A l'échelle des espèces, beaucoup sont liées à la coexistence simultanée de plusieurs milieux différents. Ces divers liens fonctionnels traduisent la réalité d'entités écologiques d'un niveau supérieur à celui de l'écosystème. C'est pour permettre d'aborder ce type de problèmes qu'est née l'écologie des paysages, expression qui allie la préoccupation biologique et fonctionnelle de l'écologiste à l'unité de description utilisée par le géographe.

Une telle démarche présente l'intérêt d'introduire de nouvelles problématiques qui obligent à une certaine remise en cause conceptuelle et méthodologique des recherches écologiques. Elle conduit en particulier à ne plus considérer l'hétérogénéité comme un handicap pour la recherche mais comme une réalité fondamentale dont le rôle est primordial dans le fonctionnement et dans l'évolution du monde vivant.

Sans nullement diminuer la pertinence de la notion d'écosystème, dont la valeur heuristique a fait ses preuves, cette démarche contribue à en clarifier la place dans une conception hiérarchisée des systèmes écologiques, pierre angulaire d'un débat toujours actuel entre holisme et réductionnisme (WIEGERT, 1988 ; WILSON, 1988 ; LINDICKER, 1988). En outre, elle contribue indiscutablement à construire les fondements d'une pratique rationnelle de l'aménagement des territoires.

Discipline nouvelle, issue de multiples courants (LEFEUVRE et BARNAUD, 1988), l'écologie du paysage est en pleine période de maturation conceptuelle. Dans ce contexte, il nous a paru utile de porter un regard critique sur le concept d'écosystème et sur celui de géosystème, afin de cerner le niveau d'organisation des systèmes écologiques correspondant le mieux aux préoccupations de cette écologie du paysage.

I — LE CONCEPT D'ÉCOSYSTÈME ET SES AMBIGUÏTÉS

Le terme d'écosystème, introduit par TANSLEY en 1935, a été précisé par LINDEMAN (1942) avant d'être popularisé par les ouvrages d'ODUM (1951, 1959, 1971). Ces auteurs s'accordent pour considérer que l'écosystème représente un ensemble précis de catégories trophiques interdépendantes, entre lesquelles se répartissent des invididus de différentes espèces, en interaction avec un environnement physico-chimique déterminé (Fig. 1). LINDEMAN considérait un tel ensemble comme «a primary ecological unit in its own right» ce qui revient à dire qu'un écosystème constitue une **entité autonome** (1).

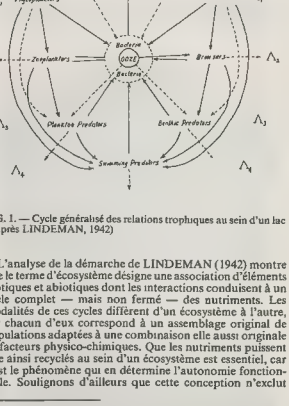

FIG. 1. — Cycle généralisé des relations trophiques au sein d'un lac (d'après LINDEMAN, 1942)

L'analyse de la démarche de LINDEMAN (1942) montre que le terme d'écosystème désigne une association d'éléments biotiques et abiotiques dont les interactions conduisent à un cycle complet — mais non fermé — des nutriments. Les modalités de ces cycles diffèrent d'un écosystème à l'autre, car chacun d'eux correspond à un assemblage original de populations adaptées à une combinaison elle aussi originale de facteurs physico-chimiques. Que les nutriments puissent être ainsi recyclés au sein d'un écosystème est essentiel, car c'est le phénomène qui en détermine l'autonomie fonctionnelle. Soulignons d'ailleurs que cette conception n'exclut

(1) Nous nous démarquons ici de l'interprétation du travail de LINDEMAN évoquée par LEFEUVRE et BARNAUD (1988). A aucun moment LINDEMAN ne laisse entendre que le terme d'écosystème pourrait s'appliquer à des vallées, des bassins ou des paysages reliés par le cycle de l'eau ; il a seulement évoqué l'existence, au sein d'un lac, de «sous-communautés» («lesser communities») associant des composantes interactives végétales et animales, comme par exemple la communauté planctonique et la communauté benthique. A-t-on pu croire à partir de là que LINDEMAN voyait plusieurs biocénoses au sein d'un écosystème, et en déduire qu'il concevait l'existence d'écosystèmes faits eux-mêmes de plusieurs écosystèmes ? Il suffit de se reporter à l'addition par HUTCHINSON à l'article de LINDEMAN pour constater que celui-ci se mettait sur un même plan la biocénose et l'écosystème. Le fait est d'autant plus évident qu'après avoir repris le terme d'écosystème pour désigner l'unité écologique fondamentale, LINDEMAN précise en note que «The ecological system composed of the «biocenosis biotop" » avait été désigné avec des termes différents («holocoene», «biosystem»).

Soulignons enfin que LINDEMAN n'a pas «remis en cause la notion classique d'écosystème», comme l'écrivent LEFEUVRE et BARNAUD (1988), car c'est plutôt grâce à lui, puis à ODUM, qu'elle est devenue classique

nullement l'existence éventuelle d'exportations et d'importations par quelque processus que ce soit.

TANSLEY (1935) précisait de même que les écosystèmes «forment une catégorie de nombreux systèmes physiques de l'univers, qui vont de l'univers lui-même pris dans son ensemble jusqu'à l'atome», ce qui implique l'idée que le terme d'écosystème désigne un niveau d'organisation bien déterminé dans une hiérarchie générale. Cette même conception se retrouve dans l'ouvrage plusieurs fois réédité d'ODUM (1953, 1959, 1971) qui place le niveau des écosystèmes entre celui des communautés et celui de la biosphère. C'est elle aussi qui a été à la base du Programme Biologique International (voir par exemple McINTOSH 1976, LAMOTTE et BOURLIÈRE 1978 et bien d'autres) et l'importance des recherches réalisées dans de nombreux pays dans le cadre de ce programme prouve la valeur du concept d'écosystème.

Il serait donc souhaitable de ne pas revenir aujourd'hui sur l'acception la plus courante du terme d'écosystème et d'éviter tout ce qui pourrait contribuer à créer un préjudiciable flou terminologique.

On ne peut que regretter, dans ces conditions, la confusion qu'introduit l'assimilation de l'écosystème, tel qu'il a été défini par TANSLEY et LINDEMAN, à un niveau quelconque de la hiérarchie des systèmes écologiques. C'est pourtant ce que fait LIDICKER (1988) en admettant que le mot «ecosystem» est une contraction de l'expression «ecological system». La même idée se retrouve sous la plume de FRONTIER (1985) lorsqu'il écrit «on peut arbitrairement étudier comme écosystème un étang ou l'une de ses composantes (par exemple le plancton, le fond...) ou encore l'ensemble de l'étang et de la rivière qui le traverse, ou l'ensemble de l'étang et de son bassin versant». FORMAN et GODRON (1986) écrivent aussi «le concept d'écosystème, qui inclut structure, fonction et développement, peut s'appliquer à tout niveau de l'échelle spatiale, depuis la taille d'une crotte de lapin à la planète entière». Dans le même esprit encore, BRAQUE (1988) considère que «la touffe d'herbe, le buisson, le houppier d'un arbre sont de véritables écosystèmes présentant un certain degré d'autonomie» ; il illustre son propos d'une figure montrant une hiérarchie d'écosystèmes emboîtés allant de la touffe d'herbe à l'écosphère (Fig. 2).

écosystèmes	communautés végétales et animales	biotopes
écosphère	biosphère	atmosphère édapho-lithosphère hydrosphère
méga-écosystème	biome	climat zonal sol zonal
macro-écosystème	biocénose	climat régional (ou local) type de sol ou chaîne de sols
méso-écosystème	association	climat local type de sol
micro-écosystème	touffe d'herbe	microclimat horizon supérieur du sol

FIG. 2. — Un exemple d'extension abusive du terme d'écosystème : la hiérarchie des écosystèmes au sein de l'écosphère selon BRAQUE (1988). On notera que le terme de biocénose conserve dans ce schéma un sens restreint, puisqu'il est associé à un niveau précis de la hiérarchie, ce qui n'est pas le cas ici du terme de biotope.

On ne saurait trop insister, pour éviter une inextricable confusion, sur le fait qu'un écosystème n'est pas un système écologique quelconque : ce que certains ont voulu appeler «microécosystème», tel un excrément avec sa succession de coprophages, n'est donc pas compatible avec le concept d'écosystème dont il n'offre ne rien le caractère d'autonomie. A l'échelle opposée, un bassin versant et les milieux aquatiques qui en dépendent ne forment pas davantage un écosystème mais un ensemble d'écosystèmes car, selon les endroits, ce sont des combinaisons entièrement différentes d'éléments abiotiques et biotiques qui en caractérisent le fonctionnement.

Outre sa place dans la hiérarchie des systèmes écologiques, il est un autre aspect du concept d'écosystème qui peut prêter à discussion. LINDEMAN (1942) avait attiré l'attention sur son caractère fonctionnel, en insistant sur le fait qu'il constituait avant tout une unité de fonctionnement, relativement autonome, du monde vivant. La représentation donnée par LINDEMAN du cycle trophique d'un lac (voir Fig. 1) illustre bien ce point de vue, repris par ODUM (1959), pour qui la caractéristique principale du concept d'écosystème doit être de mettre l'accent sur les phénomènes d'interdépendance fonctionnelle et de relations causales. Compte tenu de l'influence considérable qu'ont eue les livres d'ODUM on ne peut s'étonner que certains auteurs en soient arrivés à affirmer «le concept d'écosystème est sans dimension» (REINERS, 1986). On comprend alors les critiques des géographes.

Dans un numéro de la revue *Hérodote* consacré aux rapports entre la géographie et l'écologie, TRICART (1982) constate ainsi que «Le concept [d'écosystème], en soi, n'est pas spatialisé. Un écosystème est, avant tout, un tissu de flux qui déterminent sa structure. Il se représente par un organigraphe, non par une carte». BLANC-PAMARD (1982) va encore plus loin : «L'écologie est la seule analyse réussie des faits naturels, mais le concept d'écosystème reste trop limité. Il n'a de dimension ni spatiale, ni historique, ni dynamique. De plus un écosystème n'est pas cartographiable. Il ne rend pas compte de l'histoire qu'enregistre le support spatial, ni de la géomorphogenèse, voire des problèmes d'érosion». BERTRAND et BERTRAND (1986) vont dans le même sens lorsqu'ils soulignent les insuffisances du concept d'écosystème : «marginalisation des aspects abiotiques de l'environnement auxquels on ne reconnaît pas toujours une autonomie de fonctionnement, flou des références spatiales et surtout temporelles, incapacité à concevoir l'histoire dans son épaisseur naturaliste et sociale, difficulté théorique et pratique à «ouvrir» un système de référence fermé, enfin dérive implicite vers une pensée organiciste».

Si les écologistes doivent se sentir interpellés par de telles critiques, celles-ci paraissent toutefois bien excessives et correspondent à une mauvaise interprétation de la vraie nature du concept d'écosystème. De fait, TANSLEY lui-même, en 1935, tout en soulignant la dimension fonctionnelle du concept («superorganisme... qui fait le lien entre les êtres vivants et leur milieu»), gardait une préoccupation spatiale qui transparaît dans son expression «unité de base de la nature à la surface de la terre». En outre, TANSLEY a fort bien souligné le fait que les écosystèmes sont le produit d'une histoire, dans laquelle l'homme a pu jouer un rôle déterminant. N'écrivait-il pas:«Considérée comme un facteur biotique exceptionnellement puissant qui bouleverse de manière croissante les équilibres des écosystèmes préexistants et éventuellement les détruit, en en produisant en même temps de nouveaux de nature très différente, l'activité humaine trouve sa véritable place dans l'écologie» (traduction de DROUIN, 1984). C'est dire que le point de vue de LINDEMAN (1942) constitue déjà un glissement par rapport à cette conception originelle, ou tout au moins cet auteur n'a-t-il envisagé qu'un aspect partiel de l'ensemble des problèmes qui concernent un écosystème. Réduire celui-ci à un jeu de relations en oubliant sa réalité spatio-temporelle ne peut qu'ouvrir la voie à des ambiguïtés et faire tomber sous le coup de critiques justifiées

Ce sont d'ailleurs ces critiques qui ont amené certains géographes à développer un autre concept pour définir l'unité de paysage sur laquelle ils travaillent.

II — LE CONCEPT DE GÉOSYSTÈME ET SES AMBIGUÏTÉS

Le concept de géosystème est issue de la géographie soviétique : il a été proposé en 1960 par SOCHAVA (cf. BEROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978). En France, il a fait l'objet d'un effort de promotion — dans le domaine de la géographie physique — par BERTRAND, qui voit en lui le moyen d'une structuration cohérente de cette discipline. Le passage suivant fait bien comprendre la conception et la position de ces auteurs vis-à-vis du concept d'écosystème :

«Le géosystème sert à désigner un «système géographique naturel homogène lié à un territoire». Il se caractérise par une **morphologie**, c'est-à-dire par des structures spatiales verticales (les géohorizons) et horizontales (les géofaciès) ; un **fonctionnement** qui englobe l'ensemble des transformations liées à l'énergie solaire ou gravitationnelle, aux cycles de l'eau, aux biogéocycles, ainsi qu'aux mouvements des masses aériennes et aux processus de gémorphogenèse ; un **comportement** spécifique, c'est-à-dire par les changements d'états qui interviennent dans le géosystème pour une séquence de temps donnée».

«Le géosystème se différencie de l'écosystème bien qu'il s'agisse dans les deux cas d'une application de la théorie du système général et de la modélisation systémique à la nature : le géosystème est un concept territorial, une unité spatiale bien délimitée et analysée à une échelle donnée ; le géosystème est beaucoup plus large que l'écosystème qui devient ainsi une partie du système géographique naturel».

«Mais ces deux concepts traduisent, en fait, deux approches très différentes de la nature car leurs finalités ne sont pas les mêmes».

«L'écosystème représente une approche biocentrique et métabolique dans laquelle les éléments non-vivants du milieu sont subordonnés à l'analyse du vivant au cours du processus de la photosynthèse et de la chaîne trophique. Dans le géosystème, il n'existe ni approche préférentielle, ni hiérarchie *a priori*. L'ensemble des structures et des mécanismes sont appréhendés globalement. C'est la hiérarchie naturelle des éléments telle qu'elle apparaît dans l'analyse quantitative de l'espace-temps concret qui détermine les priorités de l'analyse» (BEROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978).

Il est certain que nombre de travaux sur les écosystèmes ont avant tout visé à en mesurer la productivité. Souvent, cependant, une grande attention a été portée aussi au fonctionnement physico-chimique, en particulier dans le cas des écosystèmes limniques (voir par exemple LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1983). Il est vrai également que ce fonctionnement physico-chimique, en général, est moins étudié pour lui-même que pour comprendre le fonctionnement biologique, mais de là à penser, comme TRICART (1982), que l'écologie ne considère le milieu, «l'écotope», que comme un cadre statique est certainement excessif. Il n'y a pas sur ce point, à notre sens, une divergence aussi profonde qu'on veut bien le laisser croire entre écosystème et géosystème. Dans les deux cas, l'objectif est bien d'analyser une morphologie — c'est-à-dire des structures —, un fonctionnement et les transformations, cycliques ou non, qui en résultent. Peut-être seulement y a-t-il derrière le concept de géosystème une volonté plus affichée de ne rien négliger des éléments et processus abiotiques, comme ont pu le faire certaines études écosystémiques. Inversement, toutefois, les études de géosystèmes n'accordent qu'une place bien plus restreinte aux phénomènes biologiques.

Une différence plus fondamentale pourrait découler de l'idée selon laquelle «le géosystème est beaucoup plus large que l'écosystème qui devient ainsi une partie du système géographique naturel» (BEROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978). C'est ce point que reprend ROUGERIE (1988), en considérant que «**le géosystème est généralement de plus vaste étendue** territoriale et ses limites sont beaucoup plus nettement définies» et «qu'il est **bien souvent constitué par l'articulation de plusieurs écosystèmes sous l'influence d'un facteur dominant**, le réseau d'un bassin-versant, par exemple, ou un mode d'exploitation du terroir». A partir de là, ROUGERIE (1988) avance l'idée que «**l'une des originalités majeures du géosystème par rapport à l'écosystème est d'introduire un important réseau de relations à large composante latérale**».

Il se dégage de ces remarques une conception selon laquelle un géosystème serait un assemblage d'écosystèmes liés par des interactions latérales, qu'il s'agisse de déplacements d'êtres vivants, de flux hydriques et chimiques au niveau du sol, de flux atmosphériques, ou d'influences physiques réciproques aux interfaces... Les écosystèmes correspondraient donc plutôt à des **géofaciès**, possédant chacun une organisation spécifique de géohorizons : «la structure horizontale interne d'un géosystème est constituée, pour un temps donné, par la mosaïque des géofaciès» (BEROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978).

D'un point de vue théorique, tout ceci paraît satisfaisant. Dans la pratique, en revanche, de lourdes ambiguïtés subsistent. Ainsi, BEROUTCHACHVILI et RADVANYI (1978) prennent comme exemples de géosystèmes une forêt de sapins, ou encore une garrigue ; dans le massif du Canigou, ils décrivent même «une succession de géosystèmes de plus en plus complexes depuis la roche à nu jusqu'à la forêt de conifères ou de Hêtres». Tous ces exemples, proposés par des auteurs dont on ne peut mettre en doute l'orthodoxie géosystémique, correspondent, pour des écologistes, à des écosystèmes. Quand BERTRAND et BERTRAND (1986) écrivent : «L'arbre ou le buisson, leur port aérien et leur enracinement, l'âge de leurs brins, la structure de leur souche (...) marquent la physionomie du géosystème», on s'interroge sur ce qu'ils entendent alors par géosystème, à quelle échelle d'espace et à quel niveau d'organisation ils le situent...

Plus déroutante encore est l'application du concept de géosystème qui a été faite dans un travail d'ALET (1986) intitulé «L'oiseaux dans le géosystème. Essai sur la cartographie de l'avifaune dans le massif de Grésigne (Tarn)» travail qui se propose d'offrir un exemple de cartographie géosystémique réalisé en référence aux conceptions de G. BERTRAND. La figure 3 reprend, en la simplifiant, une partie de la carte conçue par ALET : seuls les géosystèmes distingués par l'auteur ont été représentés, mais non leur découpage en géofaciès.

Deux observations nous semblent révéler une certaine ambiguïté dans l'application faite, dans ce travail, du concept de géosystème.

En premier lieu, il n'y a aucun lien logique entre la délimitation des géosystèmes et l'organisation du réseau hydrographique. Au nord de la forêt de Grésigne, par exemple, les écoulements traversent successivement deux ou trois géosystèmes, de sorte que les géofaciès correspondants qui se suivent le long des pentes sont davantage liés entre eux, en termes de flux hydriques et chimiques, que ne doivent l'être certains géofaciès d'un même géosystème. On ne peut donc dire ici que chaque géosystème est constitué par l'articulation d'écosystèmes soumis à l'influence d'un même facteur do-

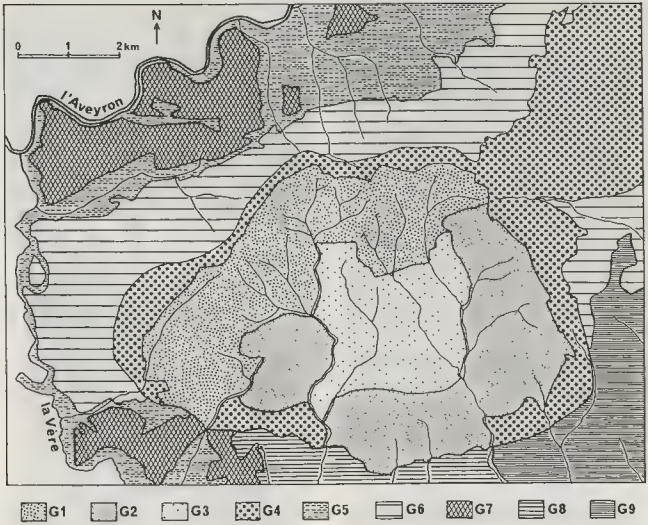

FIG 3 — Un exemple d'analyse d'un territoire en termes de géosystèmes d'après ALET (1986) : les géosystèmes de Grésigne (Tarn) Carte simplifiée (les géofaciès ne sont pas représentés) tracée d'après la carte en couleurs publiée par l'auteur.

G1, G2 et G3 géosystèmes forestiers de la forêt domaniale de Grésigne , distingués d'après la position topographique et le substrat géologique. Les géofaciès varient en fonction des essences dominantes (chênes et hêtres, chênes et charmes, résineux) et la structure . futaies, fourrés, coupes rases avec Sarothamne.

G4 · géosystème avec une mosaïque de taillis de chêne sessile ou de châtaignier, de landes, éventuellement enrésinés, d'anciennes pelouses pâturées et de prairies plus ou moins en cours d'enfrichement.

G5 : géosystème avec une mosaïque de taillis de chêne pubescent, de friches et taillis clairs sur anciens vignobles, de prairies de fond de dépression ou de fond de vallons humides.

G6 : géosystème avec mosaïque de taillis de chêne pubescent, de friches et taillis sur anciennes cultures céréalières et anciennes zones pâturées.

G7 · géosystèmes avec mosaïque de taillis de chêne vert, de chêne pubescent, éventuellement sur anciens parcours à moutons, de prairies et cultures sur anciens labours céréaliers en dépression karstique .

G8 : géosystème avec une mosaïque de taillis, parfois enrésinés, de vignobles et de cultures céréalières.

Un dixième géosystème , lié à la moyenne vallée de la Vère, apparaît à peine sur la partie de carte représentée, et a été confondu ici avec le géosystèmes G5.

minant, tel le réseau d'un bassin-versant, pour reprendre les termes de ROUGERIE (1988).

En second lieu, certains géosystèmes sont fragmentés, ce qui paraît en contradiction avec l'idée qu'un géosystème se caractériserait en particulier par un réseau de relations latérales. Peut-on alors rapporter à un même type de géosystème des portions de territoires portant des géofaciès peut-être assez semblables mais différant en nombre et en répartition et placés dans des conditions topographiques et hydrographiques différentes ? L'examen de la figure 3 suggère une autre approche de l'organisation fonctionnelle du territoire étudié par ALET (1986) qui tiendrait d'abord compte de la topographie et de l'hydrographie.

Au total, la mise en oeuvre du concept de géosystème semble encore bien confuse. Sans doute cela tient-il au fait, comme l'écrit ROUGERIE (1988), qu'il s'agit d'appréhender une réalité trop récemment mise en évidence et recouvrant une complexité trop considérable. Il reste à savoir si le géosystème recouvre bien une catégorie unique d'objets, ce dont on peut douter en lisant sous la plume de BERTRAND et BERTRAND (1986) : «Beaucoup plus modeste [que l'écosystème], le géosystème se présente comme un simple artefact, une grille d'interprétation pluriscalaire imposée de façon explicite aux corps naturels. Il ne repose donc sur aucun présupposé organiciste ou «objectif». Il se fonde d'abord sur l'analyse de la diversité spatiale, la recherche des discontinuités et des homogénéités à différentes échelles».

Il n'y aurait donc effectivement plus volonté de désigner «une unité spatiale bien délimitée et analysée à une échelle donnée» (BEROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978), mais proposition d'une démarche dont on ne perçoit plus très bien la spécificité.

La question reste donc entière de savoir si, dans une perspective écologique, il y a possibilité de reconnaître un niveau d'organisation supérieur à celui des écosystèmes et qui puisse véritablement être étudié en termes de structure, de fonctionnement et d'évolution.

III — LA NOTION D'ÉCOCOMPLEXE

En l'état actuel, l'écologie d'un paysage ne peut donc ni s'appuyer solidement sur le concept de géosystème, insuffisamment précisé, ni se contenter de celui d'écosystème puisqu'elle s'intéresse en fait aux assemblages d'écosystèmes. Elle se trouve ainsi enfermée dans un piège terminologique dont il est souhaitable de la dégager.

En accord avec LEFEUVRE et BARNAUD (1988), on doit admettre que le fait majeur est la reconnaissance de l'hétérogénéité comme réalité constitutive des systèmes écologiques, alors qu'elle fut longtemps considérée comme une gêne vis-à-vis de leur analyse. Un exemple précis illustrera cette nécessité.

Dans la région de Lamto, partie méridionale des savanes de Côte-d'Ivoire, le paysage, dominé par des palmiers rôniers et de petits arbres, donne une impression d'uniformité. Cette impression a été un facteur déterminant dans le choix de cette région pour le développement, pendant plus de 20 ans, de recherches menées dans l'esprit du Programme Biologique International (LAMOTTE, 1975, 1978). Consacrées tant au sol et au climat qu'à la végétation et au peuplement animal, elles ont permis de dégager les traits fondamentaux de la structure et du fonctionnement de ce système écologique considéré *a priori* comme un écosystème homogène au sens classique du terme, c'est-à-dire à structure répétitive dans l'espace.

En réalité, les recherches ont révélé, par delà l'apparente uniformité, une hétérogénéité spatiale assez considérable de la composition botanique de la strate herbacée en rapport avec la situation topographique, la nature du sol et son degré d'hydromorphie (Fig. 4). En même temps apparaissaient, sur de plus vastes superficies, des différences dans la densité des rôniers et des arbres, autre facteur d'hétérogénéité souvent sans rapport avec les précédents. Une troisième source de variation est liée à la présence de nombreuses mares temporaires dont la période de mise en eau est très variable selon la situation topographique et le cycle climatique de l'année considérée. A sec durant une grande partie du temps, ces mares ont une végétation le plus souvent non aquatique et en continuité avec celle du reste de la savane. Par ailleurs, des affleurements granitiques créent ici et là des habitats particuliers, où se forment parfois aussi de petites flaques d'eau . Enfin, des galeries forestières, dans les talwegs, découpent la savane, qui est également au contact de forêts sur les plateaux (Fig. 5).

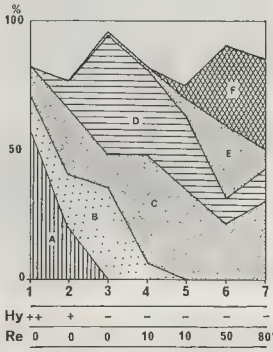

FIG 4. — L'hétérogénéité de la strate herbacée dans les savanes de la région de Lamto en Côte-d'Ivoire (d'après CÉSAR, 1971). Représentation des pourcentages, en biomasse, des principales Graminées dans sept stations variant en fonction du degré d'hydromorphie du sol (Hy) et du recouvrement des strates arbustives et arborées (Re)

A : *Loudetia simplex* - B : *Andropogon schirensis* - C : *Hyparrhenia diplandra* - D : *Hyparrhenia chrysargyrea* - E : *Sorghastrum bipennatum* - F : *Imperata cylindrica*.

Dans ce contexte, la nécessité de considérer un système écologique d'un niveau supérieur à l'écosystème apparaît avec une particulière netteté lorsqu'il s'agit de comprendre la biologie — la dynamique des populations notamment — d'organismes qui doivent nécessairement fréquenter des milieux bien différents au cours de leur vie.

Tel est le cas, évidemment, des espèces dont les larves sont aquatiques et les adultes terrestres comme divers Insectes d'une part, les Amphibiens d'autre part. De ces Insectes,

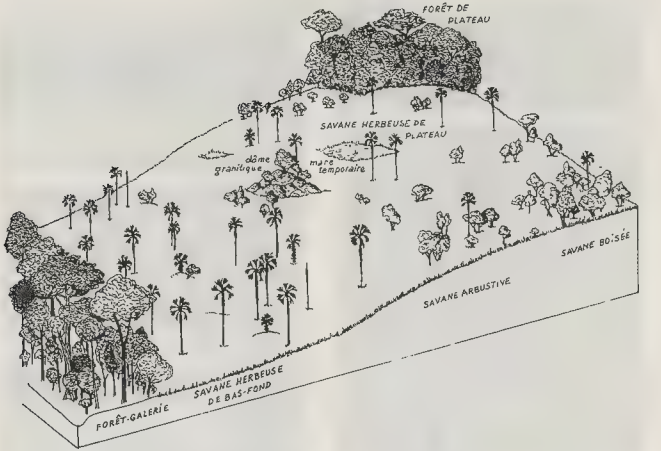

FIG. 5. — Bloc diagramme montrant l'hétérogénéité de la mosaïque préforestière dans la région de Lamto (Côte d'Ivoire).

certains tiennent une place importante dans la vie des écosystèmes : ce sont les Diptères Nématocères, Moustiques et Chironomes notamment, dont les larves, pour se développer, utilisent toutes sortes de collections d'eau. Les Simulies, dont les larves vivent dans le fleuve Bandama proche, constituent également un élément essentiel des écosystèmes de savane et ont une importance capitale sur la vie des populations humaines.

Quant aux Amphibiens, ils effectuent tout leur développement sous forme de têtards dans les mares temporaires avant de se répandre dans toute l'étendue de la savane où ils tiennent un rôle notable dans les réseaux trophiques, en particulier durant la saison des pluies. Avec d'autres Vertébrés prédateurs, ils interviennent ainsi de façon sensible dans la dynamique des populations de nombreux Invertébrés de la strate herbacée, aussi bien phytophages que prédateurs.

Par ailleurs, les galeries forestières jouent un rôle essentiel pour beaucoup d'animaux dont les activités se déroulent autant en forêt qu'en savane. Ainsi, nombre de grands et moyens Mammifères se nourrissent surtout en savane, mais s'abritent et vont boire en forêt-galerie. C'est le cas aussi de certains Oiseaux.

Les faciès de savane présentent eux-mêmes une hétérogénéité importante pour des animaux comme les petits Rongeurs qui, au cours des saisons, se localisent en fonction des changements d'humidité du sol et de végétation. Il en va de même pour divers Insectes capables de déplacements importants, comme les Acridiens.

Enfin, les feux — d'origine anthropique — qui parcourent les savanes en saison sèche sont eux aussi une source d'hétérogénéité, leur intensité variant selon les endroits en fonction de divers facteurs. Ils provoquent des mouvements d'animaux dont les chances de survie dépendent notamment de la plus ou moins grande proximité d'abris tels que rochers ou galeries forestières.

Au total, c'est bien une mosaïque d'écosystèmes qui se révèle former une entité écologique, dont la structure et le fonctionnement contrôlent la démographie de nombreuses espèces.

Bien entendu, l'idée que des espèces ne peuvent se perpétuer que par l'utilisation des différentes écosystèmes coexistant dans un même espace est fort classique. Dans le présent contexte, toutefois, elle conduit à une conclusion majeure : si l'existence d'une population, végétale ou animale, dépend de la composition et de l'agencement d'un ensemble d'écosystèmes, elle constitue pour cet ensemble une propriété émergente effective. En effet, la persistance de cette population ne peut s'expliquer seulement par les caractéristiques propres de chaque écosystème car elle repose sur la façon dont les écosystèmes sont organisés les uns par rapport aux autres. Pour que l'écologie «du paysage» prennent consistance, il est donc essentiel que les recherches portent tout spécialement, dans l'étude de mosaïques d'écosystèmes, sur la mise en évidence de propriétés émergentes expliquées à partir de la structure spatiale de ces mosaïques. C'est alors seulement que celles-ci pourront être considérées comme des entités correspondant à un niveau d'intégration supérieur à celui des écosystèmes.

Les travaux menés sur l'hydrosystème du Haut-Rhône français (AMOROS *et al.*, 1988), illustrent de façon particulièrement démonstrative une autre notion, elle aussi essentielle. Ils montrent en effet que, dans les systèmes fluviaux non ou peu modifiés par l'homme, l'hétérogénéité spatiale n'est pas figée, mais au contraire dynamique : produite par le fonctionnement du système pris globalement, elle en constitue une propriété structurelle émergente, qui a son tour contribue à la résilience de certaines composantes du système.

L'étude de forêts naturelles de vaste étendue conduit à des observations analogues. En effet, on rencontre toujours çà et là des surfaces où la végétation présente à l'évidence des caractères originaux qui empêchent de la rattacher à l'écosystème climacique. Il s'agit d'emplacements où, par suite de la chute d'un grand arbre ou parfois de plusieurs, s'est développée une zone de lumière qui a permis la croissance d'espèces inhibées par l'ombrage habituel de la forêt. Composition taxinomique et structure spatiale de la végétation font de cette zone un écosystème différent de celui qui l'entoure. Un examen attentif de l'ensemble de la forêt montre qu'à côté de tels secteurs facilement décelables en existent beaucoup d'autres qui correspondent à des réponses déjà plus anciennes et qu'au total la forêt est en réalité une mosaïque de parcelles correspondant à des stades différents d'une dynamique de reconstitution. Il est donc indispensable de considérer la forêt dans sa globalité si l'on veut saisir les mécanismes qui font d'elle — lorsqu'elle est de dimensions suffisantes — un système en «quasi-équilibre» (SHUGART, 1984). Ici encore c'est l'hétérogénéité qui rend possible la persistance de toutes les espèces impliquées dans les différentes étapes des successions.

Des considérations de ce type ont conduit BLONDEL (1986) à introduire le concept de **métaclimax**. Alors qu'on associait classiquement à l'idée de climax une structure homogène unique, le concept de **métaclimax** correspond au constat que la capacité de persistance d'un système dépend de l'existence d'une structure hétérogène, non pas quelconque, mais telle que soit effectivement assurée en permanence la viabilité de toutes les populations intervenant dans la dynamique du système. Celle-ci est induite, dans un métaclimax fluvial comme dans un métaclimax forestier, par des «perturbations» — destruction de biotopes par reprise d'érosion, chablis... — qui, en réalité, font intégralement partie du fonctionnement de ces systèmes.

Une autre avancée majeure de l'écologie dans les réflexions théoriques et les recherches est liée à l'évolution du statut du temps qui est fondamentalement cyclique dans les études classiques d'écosystèmes. De fait, bien des processus se déroulent à l'échelle du cycle nycthéméral ou à celle du cycle saisonnier : ils sont donc considérés comme répétitifs, de sorte qu'à partir d'échantillonnages judicieusement échelonnés, on doit obtenir des résultats extrapolables d'un cycle à l'autre. De même, dans son acception classique, la notion de série évolutive est présentée comme un développement, processus également reproductible (voir par exemple ODUM, 1959).

Dans un tel contexte, les études sur la richesse spécifique des communautés ont trop longtemps considéré celle-ci comme la résultante des influences de l'environnement local sur les interactions à court terme entre espèce, parmi lesquelles la compétition s'est vu accorder un rôle privilégié. En réalité, une interprétation sérieuse exige la prise en compte des processus historiques. Comme l'écrit RICKLEFS (1987) : «les écologistes commencent à réaliser que la diversité locale porte l'empreinte de processus globaux comme la dispersion et la production d'espèces et de circonstances historiques uniques. Ces processus mettent les écologistes spécialistes des communautés au défi d'élargir la dimension géographique et historique de leurs concepts et de leurs recherches».

Il y a là un changement de perspective très important, car admettre que des systèmes écologiques portent la marque d'événements historiques uniques, c'est admettre qu'ils ne peuvent être entièrement expliqués à partir de lois tirées de l'analyse de leur fonctionnement actuel. Aussi le véritable défi pour l'écologie est-il d'assumer de façon cohérente une double démarche : la recherche de faits ayant un degré satisfaisant de généralité et l'analyse d'une réalité qui n'est qu'un moment dans le déroulement d'une histoire. Il faut pour cela que le temps soit pris en compte à de multiples échelles, depuis celle des durées géologiques jusqu'à celle du fonctionnement biologique.

Au total, la reconnaissance d'un niveau d'intégration supérieur à celui des écosystèmes paraît fondée car ce niveau correspond à des ensembles d'écosystèmes interactifs et non pas seulement juxtaposés en des mosaïques plus ou moins hétérogènes. A ce niveau apparaissent des propriétés nouvelles, liées à la structure des mosaïques, à la diversité du «grain» des écosystèmes, au réseau d'interfaces qu'ils forment, aux flux d'énergie de matière et d'organismes que la structure favorise ou contrarie, à l'existence de populations qui ne se maintiennent que parce que coexistent les différents écosystèmes nécessaires à leur fonctionnement. En conditions non modifiées par l'Homme, l'hétérogénéité apparaît à la fois comme une production de l'histoire et du fonctionnement de ces systèmes et comme une condition de leur renouvellement.

Dans le cadre d'une réflexion sur l'apport de l'écologie à l'aménagement des territoires, nous avons proposé de désigner ces systèmes d'écosystèmes par le terme d'**écocomplexe** (BLANDIN et LAMOTTE, 1985). Au risque d'encombrer un peu plus la terminologie, il nous a paru en effet nécessaire, en reconnaissant ce niveau d'intégration, de le désigner par un terme qui en souligne la nature écologique, c'est-à-dire tout à la fois spatiale, temporelle et relationnelle. Ce terme évite l'ambiguïté du mot **paysage** ou de son équivalent anglais **landscape**, car il désigne une catégorie de systèmes écologiques considérés sans référence, ni explicite, ni implicite, aux phénomènes de perception et d'interprétation. Il évite aussi deux restrictions liées à la définition que donnent FORMAN et GODRON (1986) du concept de **landscape**. La première tient au fait qu'évidemment l'idée de paysage est associée à des espaces continentaux ; il est pourtant souhaitable que l'idée d'écosystèmes interactifs soit appliquée au domaine marin, ce que peut faciliter le concept d'écocomplexe. La seconde tient à l'affirmation qu'un paysage est un assemblage d'écosystèmes qui se répète dans l'espace alors que des assemblages non répétitifs, mais ayant une réelle unité fonctionnelle peuvent très bien exister : ce qui fonde la réalité d'un écocomplexe, c'est la combinaison d'une structure et d'un fonctionnement propres, issus d'une histoire particulière.

Au-delà des problèmes terminologiques, une fois reconnue l'existence d'un niveau d'organisation supérieur à celui des écosystèmes, la problématique de la recherche est bien d'analyser, à ce niveau, des structures, des fonctionnements et des changements (FORMAN et GODRON, 1986). Se posent alors de nouveau les problèmes de délimitation : peut-on répondre aux préoccupations des géographes et, reconnaissant des entités spatiales, en faire la cartographie ? En réalité, la biosphère vit et se renouvelle par le jeu incessant de processus interactifs qui forment un continuum spatio-temporel : tracer une limite, que ce soit dans l'espace ou dans le temps, sera toujours un acte arbitraire. C'est pourtant aussi un acte indispensable à la recherche. Il faut donc que toute délimitation fasse l'objet d'une explication par rapport à l'objectif poursuivi : on peut ainsi faire l'hypothèse qu'à l'intérieur d'un espace que l'on délimite, les interactions qui y jouent sont davantage déterminantes, pour le renouvellement de ses

composantes, que les relations entretenues avec l'extérieur. Le plus important — et c'est par là un apport extrêmement positif de l'écologie du paysage — est que la désignation d'une limite ne soit plus un moyen pour négliger des phénomènes considérés comme «extérieurs» ; c'est au contraire obliger la recherche à tout analyser par rapport à elle : **les phénomènes d'interface ont enfin un statut.**

BIBLIOGRAPHIE

ALET (B.), 1986. — L'oiseau dans le géosystème. Essai de cartographie de l'avifaune dans le massif de Grésigne (Tarn). *RGPSO*, 57 (3), 343-362 + 1 carte couleurs.

AMOROS (Cl.), BRAVARD (J.-P.), REYGROBELLET (J.-L.), PAUTOU (G.) et ROUX (A.-L.), 1988. — Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écocomplexes. *Bull. Ecol.*, 19 (4), 531-546

BERDOULAY (V.) et PHIPPS (M.), eds., 1985. — *Paysage et système*. Éditions de l'Université d'Ottawa, 195 p.

BEROUTCHACHVILI (N.) et BERTRAND (G.), 1978.— Le Géosystème ou «Système territorial naturel». *RGPSO*, 49 (2), 167-180.

BEROUTCHACHVILI (N.) et RADVANYI (J.), 1978. — Les structures verticales des géosystèmes. *RGPSO*, 49 (2), 181-198

BERTRAND (Cl.) et BERTRAND (G.), 1986. — La végétation dans le géosystème. Phytogéographie des montagnes cantabriques centrales (Espagne). *RGPSO*, 57 (3), 291-312.

BLANC-PAMARD (C.), 1982. — *In* : Premiers éléments pour un débat. *Hérodote*, n°26, 120-124.

BLANDIN (P.) et LAMOTTE (M.), 1985. — Écologie des systèmes et aménagement : Fondements théoriques et principes méthodologiques. *In* : LAMOTTE (M.) éd : *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris, 139-162.

BLONDEL (J.), 1986. — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 221 p.

BRAQUE (R.), 1988. — *Biogéographie des continents*. Masson, Paris, 470 p.

CÉSAR (J.), 1971. — *Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université Paris VI, 95 + 33 p.

DROUIN (J.-M.), 1984. — *La naissance du concept d'écosystème*. Thèse de Doctorat de 3e cycle en Philosophie, Université Paris I, 245 p.

FORMAN (R.T.T.) et GODRON (M.), 1986. — *Landscape Ecology*. Wiley and Sons, New York, 649 p.

FRONTIER (S.), 1983. — Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol Ann. Rev.*, 23, 253-312

LAMOTTE (M.), 1975. — The structure and function of a tropical savannah ecosystem *In* : GOLLEY (F.) et MEDINA (E.) eds . *Trends in tropical ecology*. Springer-Verlag, Berlin, 179-222.

LAMOTTE (M.), 1978. — La savane préforestière de Lamto, Côte d'Ivoire. *In* : LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.), eds. : *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Masson, Paris, 231-311.

LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.), éds., 1978. — *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Masson, Paris, 345 p.

LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.) éds., 1983. — *Problèmes d'écologie : écosystèmes limniques*. Masson, Paris, 254 p

LEFEUVRE (J.-Cl.) et BARNAUD (G.), 1988. — Écologie du paysage : mythe ou réalité ? *Bull. Ecol.*, 19 (4), 493-522

LIDICKER (W. Z.), 1988. — The synergistic effects of reductionist and holistic approaches in animal ecology. *Oikos*, 53 (2), 278-281.

LINDEMAN (R.L.), 1942. — The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23 (4), 399-418

McINTOSH (R.P.), 1976. — Ecology since 1900. *In* : TAYLOR (B.J.) et WHITE (T.J.), eds. : *Issues and ideas in America*. Univ. Oklahoma Press, 353-372.

ODUM (E.P.), 1953, 1959, 1971. — *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia, 1st., 2d and 3d ed.

PINCHEMEL (P.), 1970. — Géographie. 3. L'histoire de la géographie. *In* : *Encyclopedia Universalis*, vol. 7, 621-624.

REINERS (W.A.), 1986. — Complementary models for ecosystems. *Am. Nat.*, 127 (1), 59-73

RICKLEFS (R.E.), 1987. — Community Diversity : Relatives Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235, 167-171.

ROUGERIE (G.), 1988. — *Géographie de la Biosphère*. Armand Colin, Paris, 288 p.

SHUGART (H.H.), 1984. — *A theory of Forest Dynamics*. Springer-Verlag, Berlin, 278 p.

TANSLEY (A.G.), 1935. — The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16 (3), 284-307.

TRICART (J.), 1982. — Géographie/écologie. *Hérodote*, n°26, 47-66

WIEGERT (R.G.), 1988. — Holism and reductionism in ecology : hypotheses, scale and models. *Oikos*, 53 (2), 267-269.

WILSON (D.S.), 1988. — Holism and reductionism in evolutionary ecology. *Oikos*, 53 (2), 269-273.

ERRATA

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU PHYTOPLANCTON DU LAC DE CRÉTEIL (Val de Marne)
AU COURS DES ANNÉES 1981 ET 1982
Variations interannuelles

par Barbara MONTESANTO

Article paru dans le N° 1-1988 du Bulletin d'Écologie pp. 23-42

Par suite d'une erreur d'imprimerie la figure 4 a été positionnée à la place de la figure 2 ci-dessous.

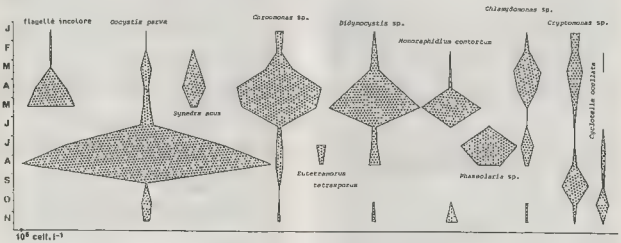

FIG. 2. — Évolution annuelle de la densité des principales espèces du lac de Créteil au cours de l'année 1981.

ANALYSES D'OUVRAGES

R.T.T. FORMAN, M. GODRON. — Landscape ecology. Un volume relié XIX + 619 pages, paru en 1986. John Wiley & Sons, New York. Prix : 49 U.S.$. ISBN : 071-87037-4.

Cet ouvrage offre un exposé approfondi des concepts et des objectifs de l'écologie du paysage, pour laquelle il constitue incontestablement l'ouvrage de référence.

Les usages du terme de paysage sont multiples : par une mise en perspective, les auteurs font ressortir le caractère propre de l'approche écologique et proposent une définition, selon laquelle un paysage est une zone présentant un assemblage particulier d'écosystèmes pouvant se répéter sur une surface importante. Les paysages, comme les autres systèmes écologiques, doivent être étudiés en termes de structure, de fonctionnement et d'évolution.

Quelques indications sont fournies sur l'émergence de l'écologie du paysage, mais on peut en regretter le caractère succinct. En particulier, peu d'importance est accordée aux approches géographiques : le concept de géosystème, par exemple est ignoré.

La structure des paysages fait l'objet de plusieurs chapitres, qui traitent successivement des éléments de mosaïque (patches), des structures linéaires ou corridors, des matrices et des réseaux, pour finir avec des considérations sur la structure prise comme un tout et caractérisable par son hétérogénéité à différentes échelles —, ses contrastes et les variations de grain (dimension relative d'un élément de mosaïque par rapport aux autres).

Les chapitres suivants sont consacrés à la dynamique des paysages. Le premier analyse les processus naturels jouant dans la formation des paysages. Les phénomènes géomorphologiques sont présentés aussi bien du point de vue dynamique qu'à celui de leur expression sous les différents types de climat. L'histoire du monde vivant est brossée en un tableau synthétique qui s'achève sur une brève présentation des mécanismes de la spéciation. Les auteurs décrivent ensuite l'accroissement de la stature de la végétation au cours de l'évolution, puis les phénomènes de pédogenèse. Enfin, le rôle des perturbations naturelles dans la dynamique des paysages est discuté, en relations avec la théorie des catastrophes. Un deuxième chapitre traite du rôle de l'homme dans la formation des paysages. Après une étude de la modification des rythmes naturels et des moyens majeurs de transformation des milieux, une échelle d'artificialisation des paysages est proposée. Chaque niveau distingué fait l'objet d'une étude particulière mettant en évidence les modifications de structure et de fonctionnement.

FORMAN et GODRON abordent ensuite un thème particulièrement important : l'étude des flux entre éléments adjacents au sein d'un paysage. Après des indications générales sur les mécanismes impliqués, qu'ils soient physiques ou biologiques, des analyses plus poussées portent sur les flux aériens et leur modulation par la structure des paysages, les flux dans les sols et l'érosion, les interactions entre milieux terrestres et cours d'eaux, le rôle des corridors, etc. Prises comme exemple pour illustrer un certain nombre de notions fondamentales, les interactions entre les haies et les espaces qu'elles délimitent font l'objet d'une analyse détaillée.

Les déplacements des animaux et des plantes sont envisagés dans un chapitre séparé. Les déplacements des animaux, à différentes échelles d'espace, sont d'abord traités de façon générale, puis l'étude approfondie de quelques cas montre comment les barrières et les corridors sont perçus et conditionnent les mouvements. Les déplacements des végétaux sont également illustrés avec divers exemples.

Un chapitre intitulé «Landscape functionning» propose une synthèse qui vise en particulier à mettre en évidence les relations entre structure et fonctionnement : l'importance des concepts de réseau et de matrice est ainsi dégagée.

Cette longue partie de l'ouvrage, consacrée à la dynamique des paysages, s'achève par un chapitre traitant de la notion de changement. C'est pour les auteurs l'occasion de discuter de façon approfondie les concepts de stabilité, d'instabilité et de métastabilité

La dernière partie, intitulée «Heterogeneity and Managements», comporte deux chapitres. Le premier reprend de façon synthétique le concept d'hétérogénéité, dont tout l'ouvrage à montré l'importance. D'un point de vue fonctionnel aussi bien que structural. Des bases théoriques sont alors proposées pour construire une typologie des paysages. Le second chapitre aborde les problèmes d'aménagement. Des principes généraux sont dégagés et quelques méthodes évoquées, notamment pour estimer la «qualité» des paysages. Une attention particulière est portée aux techniques de modélisation, comme celle des tenseurs qui, dérivée des méthodes matricielles, peut aider efficacement à l'élaboration de scénarios d'aménagement.

Le livre de FORMAN et GODRON est important non seulement par sa richesse documentaire, qui s'appuie sur plus de 50 pages de références, mais encore et surtout par le caractère très élaboré du cadre conceptuel et méthodologique qu'il propose. Ce cadre, bien entendu, n'est pas figé, et les auteurs ne manquent pas, à l'occasion, de souligner les ouvertures possibles et les progrès souhaitables.

Autre qualité, enfin, le caractère didactique de l'ouvrage : chaque chapitre fait l'objet d'un résumé et se termine par des questions pouvant aider le lecteur à vérifier sa compréhension et sa progression. Un glossaire donne de brèves et claires définitions de nombreux termes techniques et le livre s'achève sur un abondant index. Tout cela fait de ce gros ouvrage un très bon instrument de travail.

P. BLANDIN

B. LIZET & F. de RAVIGNAN. — **Comprendre un paysage -Guide pratique de recherche.** Un volume de 146 pages paru en 1987. Editions de l'I.N.R.A., Paris. ISBN : 2-85340-951-1.

L'application d'une démarche scientifique à l'analyse du paysage renouvelle le champ d'investigation de plusieurs disciplines. Sur le thème paysage, nous disposions, jusqu'à présent, d'ouvrages rédigés par des historiens, des géographes, des paysagistes, des philosophes et plus récemment des écologistes. La méthode proposée par les auteurs, relativement simple et accessible aux néophytes, innove par la combinaison des approches naturaliste, écologique, ethnologique et économique. Pour eux, le paysage constitue «le miroir des relations anciennes et actuelles de l'homme avec la nature qui l'environne». L'observation, l'interprétation et la synthèse des résultats s'appliquent à un système qui fonctionne sur la base d'éléments complémentaires physiques et sociaux, à l'échelle d'un «pays». Ce guide présente tout d'abord la méthode (outils employés, cartographies, enquêtes, entretiens...) mise au point par les auteurs à l'issue de douze interventions réalisées principalement en milieu rural et en zone de montagne, puis développe un exemple détaillé d'interprétation du paysage rural d'une commune de Haute-Savoie. Cet ouvrage pédagogique intéressant, qui apparaît comme un manuel de base utile à toute étude d'aménagement, permet de faire une «lecture» concrète et approfondie du paysage rural en tenant compte des évolutions géomorphologiques, écologiques, historiques, sociales et culturelles.

G. BARNAUD

R. BRAQUE. — **Biogéographie des continents.** Un volume de X + 470 pages paru en 1988. Masson, Paris. ISBN : 2-225-81122-9

Cet ouvrage est composé de trois «livres» qui conduisent d'une description de l'organisation générale de la biosphère (limitée à ses composantes continentales) à l'étude de son histoire, en passant par l'analyse des mécanismes écologiques qui en assurent le fonctionnement.

Le premier livre considère les notions de formation végétale et de sol, puis la définition des grandes familles de biomes continentaux. L'auteur décrit ensuite l'organisation zonale et régionale de ces biomes puis s'interroge sur la «logique de la biosphère», en discutant les concepts de continuum, de mosaïque, de série dynamique et de climax.

Le second livre est consacré à l'écosystème ; la perspective est celle de l'écologie fonctionnelle. Un premier chapitre traite de l'écosystème, vu d'abord sous son aspect trophique, puis en élargit la conception à toutes les échelles, de la simple touffe d'herbe à l'écosphère tout entière. Les chapitres suivant traitent de la photosynthèse et de ses variations géographiques, des divers aspects de l'écologie de l'eau et des nutriments, puis des conditions de la croissance et du développement des organismes : rôles des phénomènes endogènes (rythmes biologiques...) et des interactions biotiques (prédation, compétition, allélopathie, mutualisme), rôles des facteurs du milieu (lumière, température, enneigement, etc.) et des facteurs anthropiques. A partir de là, l'auteur montre comment les aires de distribution peuvent être interprétées.

Le troisième livre considère les biomes en tant que produits d'événements historiques. Un premier chapitre présente les notions d'espèces et de spéciation, puis la problématique des analyses chorologiques. Vient ensuite une réflexion sur le développement historique de la biosphère», qui porte notamment sur les problèmes de diversification des stratégies écologiques et sur les aspects dynamiques de l'occupation des espaces aquatiques et continentaux. Un dernier chapitre présente l'évolution au cours du Quaternaire, en terminant par l'anthropisation de la biosphère.

Oeuvre d'un géographe, cet ouvrage illustre les rapprochements qui, nécessairement, s'établissent entre la géographie physique et l'écologie lorsqu'il faut décrire et expliquer l'organisation de la biosphère. R. BRAQUE aborde l'écologie d'une façon sensiblement différente, par moments, de celle que l'on trouve généralement dans les manuels classiques ; certains points de vue sont bien sûr discutables, par exemple à propos du concept d'écosystème. Cependant, l'approche de l'auteur est intéressante, d'autant qu'elle s'appuie souvent sur des documents différents de ceux que l'on trouverait dans des livres écrits par des écologistes. En revanche, on peut regretter qu'un ouvrage de géographe ne prenne pas en considération les approches géosystémiques et ne développe pas les problèmes liés à la notion de paysage, au moins à propos des effets de l'anthropisation.

P. BLANDIN

G. ROUGERIE. — **Géographie de la biosphère.** Un volume broché de 288 pages, paru en 1988. Armand Colin, Paris. ISBN : 2-200-31236-9.

Comme l'indique le titre, l'objectif de l'auteur est de privilégier une approche *géographique*, par «la prise en compte des phénomènes de répartition, de différenciations et de relations spatiales — expressions de systèmes d'organisation dont les facteurs sont à rechercher». La méthode suivie est donc inductive.

Les trois premières parties considèrent les différenciations observables dans la végétation, en traitant successivement des végétations herbacées, puis ligneuses frutescentes et enfin ligneuses arborescentes. La démarche est typologique : le rapprochement d'exemples pris dans diverses régions biogéographiques facilite la compréhension des caractères propres à chaque type de végétation et permet de mieux saisir les déterminismes qui en sont à l'origine. A chaque fois, l'auteur met bien en évidence la part des facteurs naturels et celle des facteurs anthropiques.

La quatrième partie se place cette fois dans une perspective floristique. Elle traite d'abord de la différenciation géographique des flores, ce qui permet la présentation des notions biogéographiques classiques : empires floraux, types d'aires de répartition de familles, de genres, d'espèces, richesse aréale, endémisme. Les déterminismes sont alors envisagés. L'auteur explique d'abord l'imbrication constante des facteurs écologiques, des conditions spatiales et des durées, puis il développe les aspects historiques. Des facteurs explicatifs «internes» sont liés à la dynamique évolutive : après un rappel de notions élémentaires sur la génétique des populations et la spéciation — en partant des propriétés du matériel génétique — les grandes étapes de l'évolution des végétaux sont décrites. Les facteurs «externes» sont ceux qui ont favorisé ou au contraire entravé l'expansion des végétaux. Au travers d'une description historique, l'auteur montre les rôles joués par les changements de répartition des masses continentales, avec notamment les effets de glissement vis-à-vis des zones climatiques, et par les alternances climatiques.

La cinquième et dernière partie traite des organisations dans la biosphère actuelle. L'approche est ici davantage écologique, dans un premier temps du moins, puisque l'auteur développe d'abord la notion d'écosystème, qu'il estime essentiellement «biocentrique» ; il l'illustre à partir de l'exemple des savanes de Lamto, en Côte-d'Ivoire. La notion

de géosystème est ensuite présente de façon comparative, l'auteur reconnaissant qu'elle représente «un idéal difficile». Un exemple est pris en Turkménie, dans un bassin occupé surtout par un revêtement de sables dunaires, les Kara-Koum. Enfin l'auteur aborde la notion de paysage, considérée comme «une organisation par humanisation». Il en montre d'emblée l'ambiguïté, mais souligne la nécessité de l'assumer, puisqu'il s'agit de comprendre «l'entrecroisement du subjectif et de l'objectif» dans les rapports de l'homme à l'espace. Sur ces problèmes difficiles, plusieurs pages sont particulièrement éclairantes. Pour illustrer son propos, l'auteur analyse quelques paysages en forêt de Fontainebleau et montre que **«l'intervention de l'homme a**, ici, ajouté aux systèmes de la matière abiotique et de la biosphère ce surcroît de liens — et d'informations — qui les **intègre en un niveau d'organisation dont le paysage est l'expression»**.

L'ouvrage, qui se veut illustration d'une démarche intellectuelle et non pas inventaire encyclopédique, s'achève ainsi, sans conclusion : à l'évidence, G. ROUGERIE ne veut pas enfermer le lecteur dans un discours clos, mais l'inviter à prospecter de nouveaux champs de réflexion.

P. BLANDIN

F. SLANSKY Jr., J.G. RODRIGUEZ (éditeurs). — **Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates**. Un volume relié, 1016 pages, paru en 1987. John Wiley and Sons éditeur, New York. Prix : 90 £. ISBN : 0-471-80617-X.

Le concept de «nutritional ecology» réunit des aspects très divers de l'alimentation des animaux : nature des aliments, choix de l'alimentation, besoins spécifiques qualtatifs et quantitatifs, physiologie de l'assimilation, partage des ressources alimentaires entre les diverses espèces, rôle des facteurs alimentaires dans la croissance, la fécondité, le taux de survie, etc. Ce gros volume est consacré à la nutritional ecology chez les insectes, les acariens, les araignées et d'une façon générale chez l'ensemble des Arthropodes à l'exception des Crustacés marins. Il s'agit d'une oeuvre collective réalisée par une cinquantaine d'auteurs et qui comprend 32 chapitres. Certains de ces chapitres sont consacrés à un groupe zoologique plus ou moins étendu, par exemple les araignées, les acariens phytophages, les lépidoptères mangeurs de pollen ou de nectar, les termites, les Bruchides, les diptères suceurs de sang, les blattes, les acariens parasites. D'autres chapitres traitent de l'ensemble des Arthropodes qui vivent dans un milieu et qui l'exploitent, par exemple les défoliateurs des arbres, les arthropodes gallicoles, les arthropodes vivant aux dépens des mousses ou des lichens, les mangeurs de champignons, les insectes terrestres prédateurs, les insectes consommateurs de phloème, etc. Toutes ces mises au point sont très complètes, clairement rédigées. Elles fournissent des quantités de données qui sont souvent dispersées dans des publications peu accessibles. La bibliographie a été exploitée au maximum et en se limite pas aux travaux publiés en anglais ! Les deux «éditeurs» ont rédigé un copieux chapitre général d'introduction (68 pages) et assuré l'homogénéité de la présentation. Certaines mises au point sont particulièrement utiles comme celles qui sont consacrées aux mangeurs de mousses ou de lichens, aux mangeurs de champignons ou à l'utilisation des bouses et des cadavres. On peut penser qu'il s'agit là d'un ouvrage de référence indispensable à tous ceux qui s'intéressent aux aspects si divers de l'alimentation des Arthropodes terrestres ainsi qu'aux problèmes écologiques et physiologiques qu'ils posent.

R. DAJOZ

Günther HARTMANN, Franz NIENHAUS, Heinz BUTIN. — **Farbatlas Waldschäden. Diagnose von Baumkrankheiten.** Un volume 256 pages, 418 photos en couleurs. Editions Eugen Ulmer, Stuttgart, 1988. Prix : 32 DM. ISBN : 3-8001-3306-7.

Ce livre est un atlas de photographies en couleurs permettant de reconnaître les maladies des arbres. Les agents susceptibles de développer une pathologie chez les arbres sont divers. Ils peuvent être d'origine biotique (virus, bactéries, champignons, insectes) ou abiotiques (carences minérales du sol, pollutions de toutes sortes et en particulier atmosphériques, herbicides, accidents climatiques). L'essentiel de ce livre est formé par un ensemble de 418 photographies qui présentent d'une façon très claire les symptômes des maladies de 16 espèces d'arbres, soit résineux (Pins, sapin, épicéa, mélèze, sapin de Douglas), soit feuillus (chênes, hêtre, érable, frêne, orme, charme, bouleau, peuplier, sorbier et prunelier). Chaque photo est accompagnée par un commentaire qui aide à préciser le diagnostic. On note l'importance des symptômes qui sont attribuables soit à des carences minérales, soit à la pollution atmosphérique par des éléments comme les oxydes de soufre. Les cas d'attaque par des champignons pathogènes sont aussi très développés. Pa contre il n'y a que quelques exemples de maladies dues à des insectes. Mais dans ce dernier cas les ouvrages sur le sujet ne manquent pas et certains sont d'ailleurs cités dans la bibliographie (par exemple E. Schimitschek : **Die Bestimmung von Insektenschäden in Walde**). Ce livre est un ouvrage intéressant pour le forestier et son format permet de l'emporter dans la poche sur le terrain.

D. DAJOZ

BIBL. DU MUSEUM PARIS

VIE DE LA SOCIÉTÉ
SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

MEMBRES DU GROUPE «ÉCOLOGIE DU PAYSAGE» (1988)

AMOROS Claude, Laboratoire d'écologie des eaux douces (UA CNRS 367) Université Claude Bernard (LYON I), 69622 Villeurbanne cedex

Groupe de travail : Zones alluviales
Mots-clés : Corridor fluvial, Plaine d'inondation, Analyses synchroniques/analyses diachroniques, Connectivité, Végétation et faune aquatiques

ARTOIS Marc, Centre National d'Etudes sur la rage Domaine de Pixérécourt BP 9 — 54220 Malzéville

Mots-clés Epidémiologie, Prédation, Mammifères, Agrosystèmes, Europe tempérée, Milieu méditerranéen

ASSELIN Agnès, CERESA, Le champ Miguel — 35170 Bruz

Groupe de travail : Agroécosystèmes
Mots-clés : Paysage agraire, Déprise agricole, Araignées

BALENT Gérard, INRA SAD — 31000 Toulouse

BAUDRY Jacques, INRA SAD Le Robillard, Lieury — 14170 Saint-Pierre-sur-Dives

Groupe de travail : Agroécosystèmes
Mots clés : Déprise agricole, Organisation de l'espace

BLANC-PAMART Chantal, EHESS, Laboratoire de Sociologie et géographie africaines 54, bd Raspail — 75270 Paris Cedex 06

BOURNAUD Michel, Laboratoire de biologie animale et d'écologie Université LYON I — 69622 Villeurbanne cedex

Groupe de travail : Infrastructures + Zones alluviales
Mots-clés : Vallées fluviales, Oiseaux, Écologie aquatique

BUREL Françoise, CERESA, Le champ Miguel — 35170 Bruz

Groupe de travail : Infrastructures
Mots-clés : Bocage, Carabiques

CANCELA DA FONSECA Jorge, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, Université Paris VII, Route de la Tour Denecourt — 77300 Fontainebleau

Groupe de travail : Infrastructures + Agroécosystèmes
Mots-clés : Analyse des systèmes, Information, Diversité, Définition du paysage

CLEMENT Bernard, Laboratoire d'écologie végétale, Université de Rennes I, Avenue du Général Leclerc — 35000 Rennes

COULET Monique, Laboratoire d'écologie des eaux douces Université Claude Bernard (LYON I), 43 bd du 11 Novembre — 69622 Villeurbanne cedex

Groupe de travail : Zones alluviales
Mots-clés : Vallées fluviales, Oiseaux, Écologie aquatique

COUVET Denis, Centre Emberger, CNRS Route de Mende BP 5051 — 34033 Montpellier Cedex

Groupe de travail : Populations
Mots-clés : Métapopulation

DEBUSSCHE Max, CEPE-CNRS Route de Mende BP 5051 — 34033 Montpellier Cedex

Groupe de travail : Populations
Mots-clés : Dissémination, Lisière, Invasion, Occupation des terres, Colonisation

DECAMPS Henri, CEER 29, rue Jeanne Marvig — 31000 Toulouse

DEFFONTAINES Jean-Pierre, INRA Route de St. Cyr — 78000 Versailles
Mots-clés : Paysage, Activité et pratiques agricoles, Systèmes de production, Systèmes agraires, Gestion, Fonctionnement, Développement, Formation

DELATTRE Pierre, Laboratoire de la Faune Sauvage INRA, Domaine de Vilvert — 78350 Jouy-en-Josas

Groupe de travail Agroécosystèmes
Mots-clés : Pullulations de rongeurs, Epidémiologie des maladies parasitaires

DELELIS-DU SOLLIER Annick, Laboratoire de Botanique Systématique et d'Ecologie Végétale, Faculté de Pharmacie — 59045 Lille Cedex

Groupe de travail : Agroécosystèmes
Mots-clés : Archéologie, Archéobotanique

DELETTRE Yannick, Laboratoire d'Écologie du Sol et de Biologie des Populations, Station biologique de Paimpont — 35380 Plélan-le-Grand

DELPECH René, INA-PG (pers.) 1, rue Henriette — 92140 Clamart

Groupe de travail : Agroécosystèmes

DEVINEAU Jean-Louis, Laboratoire de Zoologie ENS, 46, rue d'Ulm — 75005 Paris

Groupe de travail Agroécosystèmes
Mots-clés : Tropical, Formations végétales guinéennes, soudaniennes, sahéliennes, Télédétection

DONADIEU, Département des Sciences humaines, Ecole Nationale Supérieure du Paysage, 6 bis rue Hardy — 78000 Versailles
Groupe de travail : Culture

EMPERAIRE Laure, Laboratoire de Botanique Tropicale 12, rue Cuvier — 75005 Paris

Groupe de travail : Agroécosystèmes
Mots-clés : Agroécosystèmes, Ressources naturelles, Gestion de l'espace, Anthropisation, Brésil, Semi-aride

FROMENT, Département de Botanique, Université de Liège Sart Tilman — 4000 Liège, Belgique

GENARD Michel, Groupe d'étude et de recherche en écologie appliquée, Université de Bordeaux I, Avenue des Facultés — 33405 Talence Cedex

Groupe de travail , Agroécosystèmes
Mots-clés Fragmentation forestière, Passereaux

GIBERT Janine, Université Claude Bernard 43 Bd du 11/11/1918 — 63622 Villeurbanne

Groupe de travail : Zones alluviales
Mots-clés : Ecotones souterrains/superficiels

GIRARD Colette, Laboratoire de Botanique et d'Écologie Végétale, INA — 78850 Thiverval-Grignon

Groupe de travail : Agroécosystèmes
Mots-clés : Unités de paysage, Petite région agricole, Télédétection

GIRAUDOUX Patrick, Laboratoire Faune Sauvage INRA-CNRZ — 78350 Jouy-en-Josas

Groupe de travail : Agroécosystèmes
Mots-clés : Dynamique de population, Epidémiologie, Parasitisme, Prédation

GODRON Michel, 163 rue A. Broussonet — 34000 Montpellier

Groupe de travail : Télédétection
Mots-clés : Analyse de la structure, Aménagement, Typologie

HAURY Jacques, Laboratoire de Botanique ENSA, Laboratoire d'Écologie-Hydrobiologie INRA 65, route de Saint-Brieuc — 35042 Rennes Cedex

Groupe de travail : Agroécosystème + Zones alluviales

Mots-clés : Écologie des rivières, Macrophytes Bioindicateurs

KILIAN, Sous-direction des ressources naturelles, IRAT Avenue du Val de Montferrand — 34032 Montpellier Cedex

LAPOIX François, Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés, Muséum National d'Histoire Naturelle 36, rue Geoffroy Saint Hilaire — 75005 Paris

Groupe de travail : Écologie urbaine
Mots-clés : Milieu urbain, Espaces verts, Pollutions, Comportement, Education, Télédétection

LAUGA Jacques, CERR 29, rue J. Marvig — 31055 Toulouse Cedex

Mots-clés Fragmentation, Oiseaux

LE HOUEROU Henri-Noel, CEPE L. Emberger CNRS BP 5051 — 34033 Montpellier Cedex

Groupe de travail : Agroécosystème + Désert
Mots-clés : Écologie Végétale, Phytogéographie, Bioclimatologie, Zone aride, Écologie du développement, Inventaire, Cartographie, Zones homogènes

LECLERCQ Bernard

Groupe de travail : Infrastructures
Mots-clés : Forêts montagnardes, Haut-Jura, POS, Remembrement

LEFEUVRE Jean-Claude, Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes I, 263, av. du Général Leclerc —35000 Rennes

LEGRAND Patrick, INRA 146, rue de l'Université — 75007 Paris

Groupe de travail : Écologie urbaine + Agroécosystèmes

MOTS-CLÉS Écologie urbaine, Système végétal, Cartographie, Cadastre vert, Paysage, Diversité, Morphologie quantitative, planification urbaine, Informatique cartographique

LEPART Jacques, CNRS-CEPE, BP 5051 — 34033 Montpellier Cedex

Groupe de travail : Populations
Mots-clés Dynamique des communautés, des populations, Succession, Dissémination

LEROUX Pascale, Centre d'Initiation à l'Environnement, Place de la Libération — 86210 Vouneil-sur-Vienne

Mots-clés : Remembrement, Paysage

LESCOURRET Françoise, Résidence le Mali, Apt N°516, Rue Louis Jolivet — 33600 Pessac

Mots-clés, Fragmentation forestière, Passereaux

LIZET Bernadette, Laboratoire d'Ethnobiologie - Biogéographie du Muséum National d'Histoire Naturelle 36, rue Geoffroy Saint-Hilaire — 75005 Paris

Groupe de travail Culture
Mots-clés : Ethnologie, Écologie végétale, Terrain

LONG Gilbert, CNRS-CEPE, Route de Mende, BP 5051 — 34033 Montpellier Cedex

MARTIN Florence, (pers.) 5, rue de Charonne — 75011 Paris

NEURAY G., Département Cultures Ornementales, Faculté d'Agronomie de Gembloux 2, avenue de la Faculté d'Agronomie — 5800 Gembloux (Belgique)

PAPILLON Yves, ONC 163, Boulevard Charcot — 63000 Clermont-Ferrand

PERREIN Christian, Direction Régionale des Affaires Culturelles, Inventaire Général 9 bis, rue Charles Nodier — 25043 Besançon Cedex

Groupe de travail Culture
Mots-clés Bocage, Artificialisation, Phytohistoire

PRAT Bernard, CERESA Le Champ Niguel — 35170 Bruz

Groupe de Travail : Agroécosystèmes

RICHARD Lucien, Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Grenoble, BP 68 — 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex
Groupe de travail Montagne

RIOUX Jean-Antoine, Faculté de Médecine — 34000 Montpellier

Groupe de travail Infrastructures
Mots-clés Eco-épidémiologie

ROCHE Jean, (Pers.) Utré — 71270 Torpes

Groupe de travail Infrastructures

ROUX Albert-Louis, Laboratoire d'écologie des eaux douces (UA CNRS 367) Université Claude Bernard (LYON I), 43 Bd. du 11 Novembre — 69622 Villeurbanne Cedex

Groupe de travail : Zones alluviales

Mots-clés, Vallées fluviales, Écologie aquatique, Connectivité

ROZE Françoise, Laboratoire d'Écologie Végétale, Campus de Beaulieu — 35042 Rennes Cedex

RUMELHART Marc, Laboratoire d'Écologie, École Nationale Supérieure du Paysage, 6 bis rue Hardy — 78000 Versailles

Groupe de travail : Culture
Mots-clés, Projet de paysage, Paysagistes

TIHAY J.P., Dépt de Géographie et d'Aménagement, UER de Lettres, Université de Pau, av. du doyen Poplawski — 64000 Pau

Groupe de travail : Télédétection

TREHEN Paul, Station Biologique de Paimpont — 35380 Plélan-leGrand

LE PROGRAMME «ÉCOLOGIE DU PAYSAGE» DU COMITÉ ÉCOLOGIE ET GESTION DU PATRIMOINE NATUREL (S.R.E.T.I.E. — MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT)*

par Geneviève BARNAUD et Jean-Claude LEFEUVRE

Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Muséum National d'Histoire Naturelle
Université de Rennes I - C.N.R.S., Unité Associée 696
36, rue Geoffroy Saint-Hilaire — 75005 PARIS

PLAN

INTRODUCTION
L'APPEL D'OFFRES
I — Objectifs
II — Nature des réponses
III — Sélection
LES JOURNÉES DE TRAVAIL DE TOULOUSE
I — Présentation des programmes
II — Réflexions sur les concepts et les méthodes
CONCLUSION

INTRODUCTION

Le Service de la Recherche, des Études et du Traitement de l'Information sur l'Environnement du Ministère de l'Environnement a pour mission de détecter les besoins de recherche en environnement, de les formaliser et de mettre en place des programmes visant à répondre aux lacunes dans les connaissances. Pour atteindre ces objectifs, il s'appuie sur des comités scientifiques qui définissent les orientations générales et se donnent les moyens de les mettre en oeuvre. Huit comités ont été créés, couvrant les domaines suivants :

— Air,
— Bruit,
— Eau et milieu marin,
— Ecologie et gestion du patrimoine naturel,
— Ecotoxicologie,
— Santé et environnement,
— Sols et déchets solides,
— Technologies propres.

Les travaux concernant les Sciences de l'homme et de la société, les études économiques et statistiques, la prospective sont commandités et évalués par des groupes, plus informels, d'experts.

Le Comité Écologie et Gestion du Patrimoine Naturel a été institué en 1979 pour affirmer la dimension écologique des programmes et rééquilibrer l'action du Comité «Faune-Flore» qui l'avait précédé, en donnant autant d'importance aux milieux (aspects écologiques) qu'aux espèces (aspects taxonomiques et biologiques). Les objectifs et les actions sont définies dans le programme 1985-1989, intitulé «Connaître pour mieux gérer», avec comme thèmes principaux :

— étude des effets des activités humaines sur la biosphère, en développant des approches systémiques et thématiques,

— gestion des espèces et des espaces.

Quatre domaines clés des interventions du programme de recherche ont été listés : méthodologie, connaissance des systèmes écologiques, expérimentation sur les systèmes écologiques, valorisation.

Simultanément une enquête a été menée auprès des responsables, à titres divers, de la gestion du territoire et les résultats, publiés en 1985 sous le titre «Les besoins de recherche en écologie appliquée», servent de base à la définition des priorités de recherche.

Pour mettre en oeuvre ce programme, le comité lance des appels d'offres de recherche sur les sujets jugés les plus préoccupants nécessitant des mises au point méthodologiques et l'acquisition de résultats utiles à la gestion. Les thématiques des appels d'offres résultent soit de bilans des connaissances demandés à des groupes de spécialistes, soit de propositions émanant d'experts mandatés par le comité

L'appel d'offres est une technique largement répandue dans les différentes instances de programmation de la recheche qui présente divers avantages : possibilité de clarifier les enjeux, de préciser le contexte et les attendus, de positionner l'action vis-à-vis des autres partenaires institutionnels, clarté de la procédure, ouverture vers l'ensemble de la communauté scientifique concernée, mise en jeu de coopérations diverses, sensibilisation des équipes à de nouveaux sujets de stimulation intellectuelle. Les inconvénients sont liés à la lourdeur du processus, au risque de dispersion des efforts et d'incompréhension lors des refus, même s'ils sont solidement argumentés.

L'APPEL D'OFFRES

L'un des thèmes majeurs pour lequel de nombreux partenaires responsables de l'aménagement et de la protection du territoire ont manifesté de l'intérêt concerne la gestion de l'espace appréhendé de manière globale. Divers thèmes ont ainsi été traités dans cette optique.

En tenant compte de l'évolution des concepts et théories en écologie, le comité a jugé utile de lancer, en 1987, un appel d'offres intitulé «Ecologie du Paysage».

* Cet article a été réalisé à partir des projets soumis au S.R.E.T.I.E., par les équipes contractantes, et des textes remis par les participants aux «Journées de travail» de Toulouse

APPEL D'OFFRES «ÉCOLOGIE DU PAYSAGE»

OBJECTIFS :

Le Comité «Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel» met en place un programme intitulé «Écologie du Paysage». Une première phase privilégiera l'aspect fondamental par rapport aux aspects de gestion ou de conservation qui demandent une bonne connaissance des mécanismes impliqués Il paraît en effet urgent de promouvoir des recherches méthodologiques basées sur une «théorie de l'Écologie des Paysages» qui n'est encore qu'à ses premiers balbutiements

En effet, prévoir la dynamique des systèmes écologiques suppose une prise en compte de leur interdépendance Cette dernière se développe dans le cadre trop souvent méconnu de l'organisation spatiale des paysages A cet égard, on a longtemps sous estimé l'influence de phénomènes essentiels tels que structures en mosaïques, fragmentations, effets d'insularité, rôle des lisières et des corridors, hétérogénéités et plus précisément hiérarchies ou emboîtements des hétérogénéités.

Cette problématique de l'Écologie du Paysage peut prendre plusieurs dimensions complémentaires :

Une première vise à déceler l'influence des ruptures d'homogénéité sur les processus de redistribution de la matière et de l'énergie.

— Une seconde concerne l'effet de la dynamique des structures spatiales sur les populations végétales et animales.

— Une troisième dimension peut également être celle des peuplements, avec les modalités d'organisation en fonction de l'hétérogénéité spatio-temporelle des unités de paysage.

— Une quatrième dimension enfin, indissociable de précédentes, se rapporte au rôle moteur des processus anthropiques dans la structuration ou, au contraire, l'uniformisation des paysages L'aspect historique est ici important à prendre en compte, avec l'appropriation des ressources renouvelables (terres, eaux, êtres vivants) par l'homme et la modification, volontaire ou non, des agencements biologiques Il faut également y adjoindre les problèmes soulevés par la déprise rurale et l'abandon des espaces naguère cultivés Au plan fondamental, cette dimension débouche sur la compréhension de systèmes écologiques complexes dont l'homme est une part active ; au plan finalisé, elle débouche sur la gestion des espaces et des espèces.

THÈMES DE RECHERCHE :

1. CARACTÉRISATION DES PAYSAGES

Le paysage, ensemble hétérogène par définition, pose des problèmes encore non résolus de description et de caractérisation. Une approche scientifique de l'objet passe par le recueil ou le calcul de caractéristiques sur lesquelles peuvent s'accorder des observateurs différents, étant entendu que le concept de paysage ne peut être dissocié des organismes étudiés

● Les études à soutenir dans ce thème devraient privilégier les approches quantitatives, d'analyse et de synthèse, appliquées aux études paysagères. Les échelles spatio-temporelles devront être clairement définies, en adéquation avec la nature des organismes étudiés.

● Une liste non exhaustive de sujets couvre :

- les mesures de texture et de différenciation,
— le recensement et la caractérisation de structures-types : isolats, barrières, corridors, lisières, etc.
— la configuration géographique des unités élémentaires de paysage.

1. DYNAMIQUE DES STRUCTURES DE PAYSAGES ET DYNAMIQUE DES FLUX ÉCOLOGIQUES

Les flux écologiques au sein d'un paysage comprennent les flux de matière, d'énergie et d'espèces Dans l'ensemble hétérogène que constitue le paysage, certains éléments orientent ou gouvernent ces flux (haies, lisières, etc.)

● L'anthropisation de l'espace accentue ou au contraire réduit ces différenciations, elle agit par voie de conséquence sur la réorientation des flux au sein du paysage

● Les études proposées dans ce thème devront examiner quelles peuvent être ces conséquences sur la dynamique spatio-temporelle des flux de matière, d'énergie et d'espèces.

Dans tous les cas, les échelles spatiales et temporelles d'étude devront être clairement posées et les flux écologiques étudiés précisément définis.

Les deux thèmes de l'appel d'offre ne sont distingués que pour la commodité de l'exposé. Dans les faits, les deux approches interagissent fortement et leur étude ne peut être séparée. Les propositions soumises pourront donc librement emprunter leurs objectifs à ces deux thèmes, en rapport avec les dimensions complémentaires indiquées au début de ce texte.

Afin d'assurer la cohérence de cette première phase de l'opération, deux séminaires réuniront les contractants, l'un en automne 1987 et l'autre dix huit mois plus tard pour présentation et discussion des résultats.

Les dossiers doivent être remis, suivant le modèle joint, en 30 exemplaires avant le 15 avril Ils seront examinés en mai et le financement attribué à l'automne 1987.

I — OBJECTIFS

Pour cet appel d'offres dont les objectifs ont été clairement énoncés dans le texte d'annonce (cf. encadré), une procédure particulière a été adoptée.

Le comité a envisagé dès le départ différentes bases pour un déroulement correct des opérations. En effet, normalement, les comités du S.R.E.T.I.E. se préoccupent du soutien de la recherche dite finalisée. Cependant, lorsque les bases théoriques manquent et que le relais n'est pas assuré par d'autres partenaires, si le sujet est jugé réellement prioritaire, la programmation s'oriente vers des questions plus fondamentales. Compte tenu de l'état actuel de développement de l'écologie du paysage en France, il a été décidé de privilégier dans un premier temps les questions fondamentales et méthodologiques soulevées par ce type d'approche.

La définition de la problématique et l'élaboration du texte final ont fait l'objet de concertations élargies. Suite à une discussion générale en comité, H. DECAMPS a proposé un premier texte ; celui-ci a été soumis à l'avis de différentes personnalités membres ou non du comité. En fonction des remarques formulées, la version définitive a été publiée.

Il a été prévu, en début de programme, l'organisation d'une réunion de travail entre les chercheurs des équipes sélectionnées afin de clarifier les concepts et les méthodes. Cette concertation permet de cadrer précisément les programmes et de définir au préalable une base théorique commune facilitant les comparaisons ultérieures et la valorisation finale des résultats.

II — NATURE DES RÉPONSES

L'appel d'offre a été lancé en février 1987 et les réponses examinées en mai 1987. Au total 41 équipes ont soumissionné. Elles appartiennent à divers organismes : Université, C.N.R.S., Muséum National d'Histoire Naturelle, I.N.R.A., O.R.S.T.O.M., E.N.G.R.E.F., Ecole Nationale Supérieure du Paysage, Ecole Nationale Supérieure d'Horticulture, Parc National, bureaux d'étude...

En général, les programmes portent sur des espaces français métropolitains, deux concernent les D.O.M.-T.O.M. (Guyane, Tahiti) et d'autres sur divers pays (Espagne, Algérie, Maroc, Niger, Népal). Les échelles d'approche sont très variables.

Les équipes sont mono ou pluridisciplinaires et les projets à dominance Sciences de la vie (écologie, génétique, agronomie) ou Sciences humaines (géographie, histoire, sociologie). Les approches sont très variées, ponctuelles ou globales :

— étude de la dynamique, de la génétique d'une population végétale ou animale,

— définition d'espèces et de communautés végétales ou animales, indicatrices de propriétés particulières liées aux structures, aux fonctions et aux dynamiques de systèmes écologiques,

— étude de peuplements,

— examen des propriétés des interfaces, des écotones,

— détermination des flux d'énergie, de matière et d'espèces entre systèmes interactifs,

— analyse multivariée et modélisation de divers paramètres environnementaux,

— application de la symphytosociologie au diagnostic de la qualité des paysages,

— cartographie par télédétection,

— démarche basée sur les principes de la géomorphologie,

— analyse des diverses modalités de perception,

— observations des contextes sociologique et économique.

III — SÉLECTION

Le comité, lors de la réunion de mai 1987, s'est fixé des critères d'appréciation et d'évaluation des projets. Il a mis en avant la nécessité d'un examen rigoureux des projets étant donné qu'il s'agissait d'une première phase, orientée vers les aspects plus fondamentaux induits par cette problématique. La nécessité de prévoir des publications dans des revues nationales, mais surtout internationales, gage de qualité du travail effectué, va dans le sens d'une diffusion élargie des résultats, vivement souhaitée par le comité. Les liens entre les équipes scientifiques et les gestionnaires de l'espace sont aussi à prendre en compte car l'intérêt manifesté par ces partenaires et leur implication dès le départ dans les programmes sont le meilleur garant d'une pérennisation des opérations. De la qualité des résultats acquis par ces programmes et de leur caractère novateur découlera la politique du Ministère vis-à-vis de l'écologie du paysage.

Face au nombre important de projets et pour stimuler les interventions au plan national sur ce thème, les liaisons avec les autres instances de financement de l'écologie doivent être envisagées, en particulier pour certains programmes en cours, partiellement réorientés pour correspondre aux thèmes de l'appel d'offres. Pour les projets jugés intéressants mais pas encore assez «mûrs», une deuxième phase de programmation pourra être considérée.

Au total, dix programmes ont été sélectionnés et financés à hauteur de 1 202 000 F et ceci pour une durée de deux ans (cf. liste). Les équipes ont été prévenues de la tenue de journées de travail les 16 et 17 novembre 1987. H. DECAMPS a accueilli les participants au Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables (C.N.R.S.) de Toulouse.

LES JOURNÉES DE TRAVAIL DE TOULOUSE

Les représentants des projets sélectionnés, certains membres du comité ainsi que des invités (cf liste) ont participé à cette réflexion. L'ordre du jour comprenait des exposés sur les problématiques, les méthodes prévues dans les différents programmes et des débats sur les problèmes rencontrés et à venir. Le thème «Ecologie du Paysage» se prête à cette confrontation des idées puisqu'il se trouve dans sa phase initiale en France. L'objectif affiché de cette réunion consiste à créer une dynamique de groupe c'est-à-dire : faciliter les échanges (théoriques, méthodologiques, bibliographiques), positionner dès le départ les programmes les uns par rapport aux autres et analyser en quoi ils constituent un ensemble dont le fonctionnement en réseau permettra de multiplier les acquis en fin de parcours.

I — PRÉSENTATION DES PROGRAMMES

Inter-relations entre les flux d'espèces en environnement hétérogène et les exigences écologiques de quelques espèces de Diptères

P. TREHEN Université de Rennes, Station biologique de Paimpont

Objectifs et problématiques

L'étude des flux d'espèces d'un habitat à un autre a été bien développée chez les oiseaux et les mammifères. Chez les insectes, plusieurs groupes ont fait l'objet de recherches intensives, essentiellement pour les espèces présentant un intérêt économique évident. On voit actuellement se développer dans la littérature internationale un intérêt marqué pour les phénomènes d'échanges à courte distance entre les populations dans des environnements hérérogènes et ce, afin de mieux préciser ce que les anglo-saxons nomment «life-history tactics».

En ce qui concerne les Diptères, insectes parmi les plus abondants dans la plupart des écosystèmes terrestres et dulçaquicoles et présents à tous les niveaux trophiques, les vols migratoires ont été suivis depuis longtemps, par exemple chez les Syrphidae, mais l'impact de

l'hétérogénéité des écosystèmes sur les flux des échanges, la structure des peuplements ou la dynamique des populations demeure notoirement méconnu.

Les quatre familles étudiées (Chironomidae, Sciaridae, Empididae, Sphaeroceridae) permettent, par leurs caractéristiques biologiques et écologiques, de disposer d'un éventail de situations qui conduisent à l'évaluation de l'importance des diverses composantes d'un paysage (nature du sol, diversité de la structure de végétation, discontinuités) sur la structure et la dynamique des peuplements. Inversement, il paraît envisageable de mieux comprendre le rôle, parfois sous-estimé, de ces espèces dans le maintien de la diversité végétale et donc de la diversité des paysages. Trois questions principales seront traitées :

— Quels sont les éléments d'un paysage nécessaires au déroulement du cycle de développement des espèces ?

— Quels sont les paramètres pertinents du paysage pour les espèces (et non pour l'observateur) ?

— En quoi l'hétérogénéité de ce paysage influe-t-elle sur la dispersion, les possibilités d'échange et la biologie des populations ?

Les taxons étudiés sont les suivants :

● Espèces à dispersion obligatoire constituant une composante du cycle biologique dans des unités permanentes ou continues du paysage (Chiromidae et Empididae).

● Espèces à dispersion obligatoire à courte distance ou facultative entre des éléments temporaires ou discontinus du paysage (Sphaeroceridae et Sciaridae).

Perspectives d'applications

L'ensemble des résultats doit aboutir à la mise en évidence d'une liaisons plus ou moins complexe entre la cinétique des espèces étudiées, les comportements spécifiques et l'utilisation d'un espace hétérogène multiforme dont les attributs sont variables. Le programme correspond à la première phase d'acquisition de données fondamentales.

Participants

P. TREHEN, Y. DELETTRE, S. DELEPORTE, P. VERNON.

Débats

L'attention de l'équipe doit porter sur le risque de schématisation des biotopes, il peut exister des biotopes de remplacement, variables d'une année à l'autre, utilisés selon la nature des processus influençant les cycles biologiques. Le dispositif d'échantillonnage doit donc être contrasté pour que les cas «aberrants» ne soient pas exclus.

Étude comparative des évolutions d'effectifs de populations de rongeurs (Microtidés), de prédateurs (Mustélidés et Renard) et de parasites (Cestodes) — Rôle du paysage
P. DELATTRE, I.N.R.A., Laboratoire de la Faune Sauvage et Cynégétique

Objectifs et problématiques

Ce programme se situe dans le cadre plus vaste des thèmes abordés par les équipes «rongeurs» et «prédateurs» du laboratoire de la Faune Sauvage de Jouy-en-Josas. La problématique est double : l'une a trait au phénomène de fluctuation de population, notamment de pullulation, de rongeurs et à ses causes explicatives, la seconde à la prédation. Elles se rejoignent au sein d'une troisième : l'épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire.

Concernant le phénomène de pullulation des rongeurs et la recherche des causes explicatives des cycles de population de ces prédateurs (impact de la prédation), une typologie des cinétiques de populations des espèces étudiées dans des systèmes populations-environnements différents a été définie par comparaison de l'évolution des peuplements «proies et prédateurs» à la structure du paysage.

Cette analyse fait apparaître que le passage d'un état d'équilibre (variations saisonnières) à un état de «déséquilibre» (fluctuations pluriannuelles et phase de pullulation) se réaliserait au fur et à mesure de l'ouverture progressive du paysage, allée à l'installation de cultures pérennes.

La problématique «épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire» se greffe à l'ensemble dans la mesure ou les résultats acquis sur les populations de campagnol des champs confortent les hypothèses concernant l'existence de relations étroites entre le degré d'infestation, la pérennisation de celle-ci, le déroulement du cycle du parasite et la structure des milieux fréquentés par les hôtes.

Les questions qui se posent sont les suivantes :

● Les fluctuations d'abondance des populations de Microtidés sont-elles déterminées par la structure du paysage et de son utilisation agronomique ? La structure du paysage modulerait l'accès des prédateurs aux peuplements de proies selon les différentes stratégies de prédation (spécialiste/généraliste). L'utilisation du paysage par l'Homme entretiendrait ou non la pérennité de certains milieux (prairies permanentes versus labours) perturbant ainsi plus ou moins les évolutions démographiques des Microtidés d'où un aspect saisonnier des cycles. Elle conduit aussi à des modifictions durables (déprise agricole actuelle) fusant varier la surface des milieux pérennes et l'hétérogénéité globale de l'espace, d'où une évolution à une échelle décennale.

● Epidémiologie de l'échinococcose alvéolaire : certains éléments paysagers anthropiques focalisent-ils le flux parasitaire (champs labourés, banquettes à vache, potagers et débardages) ? L'importance de leur utilisation par les prédateurs et leurs proies conditionne-t-elle la pérennité de ce flux ?

Pespectives d'applications

L'identification d'éléments du paysage doit permettre de déterminer la nature et l'importance des risques d'apparition du phénomène de pullulation des rongeurs.

L'identification des éléments paysagers déterminant la pérennité du cycle parasitaire (échinococcose) devrait permettre : de développer une approche à plus petite échelle (régionale) et de proposer des aménagements du paysage ou des interventions sur les espèces vectrices susceptibles d'interrompre le cycle.

Participants

P. DELATTRE, M. PASCAL, P. GIRAUDOUX, C. GRENOT, P. JACQUIER, J.M. ANGIBAULT, M.H. LE PESTEUR, M ROGER, J.P. DAMANGE.

Débats

Il paraît nécessaire de tenir compte dans la mesure du possible des différents autres prédateurs, des flux de «résidents» et de «migrateurs» et de relier les phénomènes constatés à l'évolution de la déprise agricole.

Les oiseaux des boqueteaux : étude écologique de la fragmentation de la forêt dans le paysage agricole

B. FROCHOT, Université de Bourgogne, Laboratoire d'Écologie

Objectifs et problématiques

Les théories de l'insularité ont mis en lumière l'importance des facteurs isolement et dimension de l'habitat. D'autres facteurs sont toutefois à considérer et en particulier l'effet de lisière, qui joue probablement un rôle important dans les isolats continentaux, tels les boqueteaux subsistant en plaine cultivée, dont l'isolement n'est que relatif. Le projet porte sur l'avifaune de ces milieux, dont on analysera plus spécialement la richesse et la composition spécifiques. Les paramètres descripteurs des peuplements d'oiseaux seront mesurés sur un échantillon de boqueteaux et comparés à des mesures effectuées — par les mêmes méthodes — d'une part en lisière et d'autre part à l'intérieur des grands massifs forestiers voisins (Fig. 1). L'interprétation s'efforcera de dissocier les influences respectives des facteurs dimension de l'habitat et effet de lisière sur les peuplements des boqueteaux.

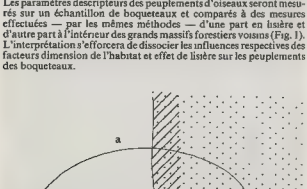

FIG. 1. — Deux types d'approche pour étudier les boqueteaux isolés : a —comparaison avec l'intérieure de la forêt : mise en évidence des effets cumulés de superficie et de lisière. b — Comparaison avec la bordure de la forêt : mise en évidence de l'effet de superficie seul (B. FROCHOT).

Pour expliquer la structure de ces peuplements d'oiseaux, on étudiera plus spécialement chez certaines espèces :

— les territoires : emplacement, taille,

— les déplacements : autour de boqueteaux, d'un bois à l'autre...

En outre, la composition de l'avifaune sera examinée en fonction de l'hétérogénéité grossière de l'habitat : la présence d'un plus grand nombre d'espèces généralistes dans les petits bois est-elle imputable à l'effet de lisière ou au fait que l'effet de l'hétérogénéité dépend de la dimension du milieu ?

Enfin on abordera l'analyse de la richesse spécifique obtenue pour des ensembles d'îles (non groupées) de tailles identiques ou voisines : la perte d'espèces due à la petitesse des boqueteaux est-elle plus ou moins compensée par l'hétérogénéité inter-boqueteaux (elle-même due aux différences d'habitats ou bien aux aléas de la colonisation) ?

Perspectives d'applications

Les résultats aideront à mieux comprendre les interactions entre les phénomènes d'insularité, d'effet de lisière et d'hétérogénéité dans les habitats forestiers fragmentés. Le choix du modèle «oiseau», et de boqueteaux peu distants de la forêt, ne sera pas particulièrement favorable à l'étude — parmi les composantes de l'insularité — du facteur colonisation ; par contre, l'accent sera mis sur le facteur dimension de l'habitat. En complément, l'étude de la structure de la végétation, de la diversité de l'habitat, de l'influence de l'homme par le biais de la mise en place de peuplements végétaux monospécifiques (peupleraies), devrait aider à expliquer la composition de cette avifaune. Les valeurs de richesse spécifique et d'abondance mesurées d'une part par boqueteau et d'autre part par unité de surface de boqueteaux seront utiles pour mieux discerner comment la taille de ces milieux (et éventuellement leurs autres caractères) contribue à leur valeur de refuge faunistique.

Participants

B. FROCHOT, B. FAIVRE, C. FERRY.

Débats

La mesure des caractéristiques des structures «barrières» serait très utile dans une optique appliquée. Par ailleurs, il semble intéressant d'approfondir les démarches concernant la définition des coefficients d'insularité. Bien différencier les phénomènes liés aux superficies, aux formes, aux réseaux, aux mosaïques est un préalable évident au bon déroulement de l'ensemble du programme. Les problèmes de changement d'habitat méritent aussi d'être travaillés, notamment pour les espèces sensibles à de faibles modifications de structure.

Dynamique spatio-temporelle des peuplements d'oiseaux en rapport avec le morcellement du paysage forestier dans la moyenne vallée de la Garonne

J. LAUGA, C.N.R.S., Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables

Objectifs et problématiques

Le thème de l'étude concerne les flux d'espèces au sein d'un paysage fragmenté. Les forêts constituent les formations paysagères dont la fragmentation est étudiée ; l'examen porte sur la réponse du modèle biologique «communauté des oiseaux nicheurs forestiers».

Le cadre géographique correspond à celui de la moyenne vallée de la Garonne. Dans cet ensemble d'une superficie supérieure à 2 000 km² s'interpénètrent deux courant climatiques contraires : atlantique et méditerranéen. Le paysage forestier de cette région se décompose en I) une ripisylve linéaire le long de la Garonne ; II) deux grands ensembles forestiers, supérieurs chacun à 1.500 hectares, au nord et au sud de la zone ; III) une multitude de bosquets, de superficie variable, sur les terrasses alluviales et les pentes. Les problèmes étudiés concernent la répartition et l'évolution des peuplements d'oiseaux nicheurs dans ces ensembles forestiers. Deux grandes séries de questions sont examinées :

● Comment caractériser la fragmentation du couvert forestier et la structure des îlots en rapport avec leur peuplement aviens ? Les modèles conceptuels utilisables sont nombreux mais parfois contradictoires. Au premier plan figure la théorie des équilibres biogéographiques de Mac ARTHUR et WILSON ; mais l'étude proposée ne cherche pas à en être seulement une mise à l'épreuve supplémentaire. Au contraire, il est prévu de quantifier deux propriétés du couvert forestier : la connectivité (spécialement pour les ripsylves) et la position de l'îlot considéré dans un contexte (mesures de potentiel, Fig. 2). Ces études se développeront à partir d'un modèle forestier régional obtenu par télédétection satellitaire.

● Quels facteurs dominent la répartition et l'évolution temporelle des peuplements dans le paysage forestier ? Des résultats, acquis depuis 1985, apportent des éléments de réponse et précisent les lignes de recherche à suivre. Le rôle de la connectivité apparaît en ripisylve, par le fait de la présence dans ces formations linéaires, d'espèces très forestières (Grive musicienne, Pic épeiche, Pinson). Le rôle direct ou indirect des superficies (ou des potentiels, concepts dérivés) transpa-

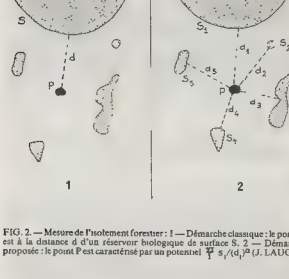

FIG. 2. — Mesure de l'isolement forestier : 1 — Démarche classique : le point P est à la distance d d'un réservoir biologique de surface S. 2 — Démarche proposée : le point P est caractérisé par un potentiel $\sum_{i} S_i/(d_i)^2$ (J. LAUGA).

rait dans l'analyse de la variabilité temporelle des peuplements. A la relative stabilité des «réservoirs» s'oppose, ce qui est déjà connu, l'instabilité des peuplements de petits bosquets. Mais la complexité de cette question ne se laisse pas réduire à la seule considération des superficies ou des potentiels forestiers : les aléas climatiques (successions d'hivers rigoureux) jouent un rôle non négligeable dans la présence ou l'absence de certaines espèces (méditerranéennes et/ou médioeuropéennes) ; la forme même des bosquets (rapports superficie/lisière), l'hétérogénéité verticale de la végétation (opposition peuplerale/ripisylve par exemple) doivent figurer dans les paramètres soumis à l'analyse.

Un des objectifs de ce programme consiste à sélectionner une ou quelques espèces témoins, démographiquement stables, dont les flux dans le paysage peuvent être plus précisément étudiés. Les différentes sous-populations de pinson (*Pringilla coelebs*) seront examinées plus particulièrement par l'intermédiaire d'une analyse des divers «dialectes».

Perspectives d'applications

Le développement de l'agriculture et des activités humaines a entraîné, en Europe comme dans d'autres pays des modifications considérables des milieux d'origine, en particulier des massifs forestiers (fragmentation, disparition), dont l'ampleur est inégale. Les vallées fluviales qui ont toujours été des zones de fort développement (agriculture, urbanisation, industrialisation intensives) sont significatives à ce égard. Cette utilisation de l'espace par l'Homme (anthropisation et artificialisation des milieux) pose d'importants problèmes, théoriques aussi bien qu'appliqués, du fait que les processus naturels de structuration, de régulation et d'évolution des peuplements ont disparu ou changé. Il s'agit de mettre en évidence les relations entre les modifications du paysage et les dynamiques spatio-temporelles de peuplements d'oiseaux dans une vallée.

Participants

J. LAUGA, J. JOACHIM

Débats

Ce programme se caractérise par une grande originalité des approches en particulier l'analyse prévue des réponses de l'avifaune à la fragmentation forestière par le biais de trois composantes : spatiale, temporelle et physionomique paraît très prometteuse.

Structure, fonctionnement et évolution des paysages d'une petite région agricole des coteaux du Sud Ouest

G. BALENT, I N R A, Unité de Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement

Objectifs et problématiques

La réflexion a pour point de départ les deux constatations préliminaires suivantes : en général, lorsqu'on se préoccupe d'un paysage influencé par les pratiques agricoles, on s'attache à l'évaluation micro-économique, les sanctions en ce domaine apparaissant à court terme. Or, les pratiques d'utilisation ont d'autres effets, à plus long terme, qu'il convient de connaître. Il se révèle donc nécessaire d'analyser les relations existant entre une caractérisation de pratiques et une caractérisation de l'état du milieu

Actuellement l'évolution de l'agriculture, dans la plupart des régions françaises, fait apparaître deux tendances : l'une conduit à l'enfrichement d'une partie du territoire avec disparition des anciennes formes de mise en aleur ou même de toute activité agricole, l'autre à une simplification des paysages ruraux du fait de l'extension de systèmes de production agricoles de plus en plus affranchis — à l'exception du climat — des contraintes du milieu. Les conséquences de ces transformations sur la reproductibilité à long terme des agro-écosystèmes, supports de paysages, constituent l'objet principal de l'étude.

L'émergence de l'hétérogénéité spatiale comme l'objet d'étude en écologie, et les premières tentatives de conceptualisation sont l'occasion d'avancées importantes. Le diagnostic écologique d'un écocomplexe (BLANDIN et LAMOTTE, 1985) suppose d'apprécier, ainsi, la structure et le fonctionnement des écosystèmes qui le composent : repérage d'unités spatiales homogènes, évaluation des distorsions d'état par rapport à un état théorique. BLANDIN (1986) a souligné l'intérêt particulier que peuvent représenter les oiseaux dans ce genre de recherche par leur faculté de détermination et leur sensibilité à la structure de la végétation. Ceci suppose par ailleurs l'utilisation de descripteurs synthétiques.

Plutôt qu'une typologie structurale, l'évolution de la structure d'un peuplement le long d'un ou de plusieurs gradients écologiques paraît bien adaptée aux questions posées. En effet, elle dépend plus des relations du peuplement avec le milieu que de sa dynamique propre sous l'effet de mécanismes de compétition. L'analyse Factorielle des Correspondances (A.F.C.), peut être utilisée pour établir un indice de gradient avifaunistique (PRODON et LEBRETON, 1981). Ce type de descripteurs de fonctionnement, corrélé à des variables du milieu permet de construire un référentiel régional. Ce référentiel répond aux objectifs d'ordre méthodologique. Il porte sur une portion de territoire continue considérée comme un écocomplexe. Il est indispensable de relier les résultats du diagnostic écologique aux actions anthropiques dont la mise en oeuvre est pour une grande part décidée au niveau des exploitations agricoles.

Dans le cadre du présent programme le problème à résoudre est de parvenir à réaliser l'analyse énergétique au niveau d'unités de paysage alors que l'unité de fonctionnement est l'agro-écosystème et que les données se recueillent essentiellement au niveau des exploitations (HART, 1984, ODUM, 1984, PIMENTEL, 1984). La parcelle sera le point de passage obligé entre ces niveaux. La caractérisation énergétique des parcelles puis des unités de paysage permettra de mettre en évidence un gradient d'artificialisation des pratiques dans ses relations avec un gradient d'artificialisation du milieu

Perspectives d'applications

Les travaux menés dans le domaine de l'analyse éco-énergétique comparée (DELEAGE *et al.*, 1987, SAUGET, 1979) ont montré que les résultats obtenus étaient de bons descripteurs des agro-écosystèmes et des révélateurs de la diversité des types de gestion des ressources pratiques au niveau de l'exploitation agricole.

Ce type d'analyse permet en effet de préciser et de quantifier : la qualité et l'importance relative des différentes énergies utilisées, la description des flux et des échanges entre systèmes, complétée par l'image de leurs flux internes et du type de cohérence qui les caractérise, enfin, des ratios caractérisant l'efficacité énergétique de tel ou tel système ou sous-système.

Participants

G. BALENT, N. SAUGET, C. ALVALADEJO, S. LARDON, B. COURTIADE

Débats

Les corrélations entre les bilans des flux en agroécosystèmes et le degré d'artificialisation du milieu méritent d'être approfondies, de même que les relations enter flux d'énergie et potentiel et productibilité des systèmes. L'analyse de l'hétérogénéité verticale est aussi importante dans la compréhension des phénomènes que celle de l'hétérogénéité horizontale.

Évolution des structures des paysages agricoles et richesse biologique des éléments d'inculture — Cas des bocages

F. BUREL, Université de Rennes, Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés

Objectifs et problématiques

Ce travail est la poursuite d'une première recherche menée sur le rôle corridor des haies pour les espèces forestières. Dans une zone bocagère adjacente à une forêt caducifoliée, l'analyse de peuplements de quatre groupes d'êtres vivants — araignées, oiseaux, coléoptères carabiques et plantes — a permis de mettre en évidence le rôle du paysage, en tant que niveau d'organisation écologique. Le programme prend en compte le facteur temps dans la structuration des paysages pour expliquer les répartitions d'espèces actuellement observées et en déduire un certain nombre de recommandations pour les modifications futures des paysages

Le programme a pour objectif principal une analyse de la transformation des structures paysagères au cours du temps et la mise en relation de cette dernière avec les peuplements actuels des haies et talus en s'attachant à déterminer les facteurs intervenant à différents niveaux spatiaux et le rôle de l'utilisation de l'espace rural par l'Homme dans la structuration des unités écologiques à ces divers niveaux. La recherche dont apporter des éléments de réponse aux questions suivantes :

— Quelle est la durée de survie d'un peuplement après modification de l'environnement spatial d'une haie ?

— Quel est le temps de colonisation d'une haie nouvelle ?

— Est-ce qu'il existe des espèces relictes d'utilisations antérieures, de structures antérieures de paysages (densité du réseau, nombre de connexions, connexions avec bois et/ou landes) ?

Le travail se déroule dans une commune bocagère du sud de l'Ille et Vilaine, d'une superficie de 1,500 hectares. Le bocage y est très diversifié en fonction de l'histoire, du relief, du réseau hydrographique, de la propriété foncière et du développement agricole. Cette hérérogénéité du milieu se traduit au niveau des groupements floristiques des haies. Pour les carabiques, autre groupe choisi pour ce travail, les peuplements se différencient en fonction de l'occupation ancienne, de la densité de la végétation des haies, de la densité du maillage bocager et de l'humidité du sol des parcelles adjacentes. L'évolution du réseau bocager est connue à partir des photographies aériennes (1940, 1964), de la cartographie de l'état actuel du bocage et du cadastre napoléonien. Le bocage est décrit à l'aide d'indices déjà connus, prenant en compte la taille et l'hétérogénéité des mailles, la qualité et le nombre de connexions et le linéaire de haies. Des zones homogènes sont ainsi définies, qui seront aussi fonction de la topographie, de la géologie... L'échantillonnage se fait de façon stratifiée en se basant sur cette partition de l'espace.

Perspectives d'applications

Des éléments de réponse seront apportés au problème de survie d'une espèce ou d'un groupe d'espèces dans une structure paysagère défavorable. En terme d'aménagement, ces réponses conditionnent les possibilités de recolonisation des nouvelles haies dont l'implantation peut être une condition de survie locale de certaines espèces

Participants

F. BUREL

Débats

Le classement des espèces animales en espèces forestières ou non nécessite des éclaircissements de même que la question des niveaux hiérarchisés. L'accent doit aussi être mis sur les conséquences induites par les différentes pratiques culturales et les types d'agriculture

Influence de la structuration du paysage sur la diversité des stratégies adaptatives

D. COUVET, C N R.S., Centre d'Études Phytosociologiques et Écologiques

Objectifs et problématiques

Un des problèmes fondamentaux se posant tant en écologie théorique que dans ses applications à la conservation des espèces et à la gestion des ressources génétiques, est l'influence du morcellement des populations sur la diversité intra et inter-spécifique La diversité des stratégies adaptatives, qui décrivent les propriétés dynamiques des populations, dépendra tout particulièrement de l'état du paysage, défini comme l'habitat d'un ensemble de populations interdépendantes. L'anthropisation d'un paysage, en augmentant le taux de perturbation, accroît la fréquence des aires vides. Simultanément, elle dort diminuer l'«espérance de vie d'une population» dans un même site. Ainsi les espèces qui présentent une bonne aptitude colonisatrice mais une longévité faible seront favorisées. En revanche, lorsque l'espace colonisable devient limité, donc si le paysage présente une grande homogénéité spatio-temporelle, la sélection à l'échelle du paysage favorisera plutôt les stratégies adaptatives telles que les individus se maintiennent sur leur site. L'impact des perturbations dépendra de la différenciation à l'intérieur d'un paysage. La mise en contact de migrants issus de populations très différenciées, peu provoquer des processus sélectifs originaux lors de la colonisation d'un site. Cette différenciation dépend de la fragmentation du paysage et de l'hétérogénéité des flux d'information entre ses divers fragments. Par conséquent, les différents caractères du paysage (fragmentation, anthropisation, taux d'extinction, effets d'insularité) interagissent. Leurs effets sur les stratégies adaptatives présentes sont difficiles à prévoir, ils restent à observer et à modéliser.

L'habitat d'une métapopulation est un paysage. Les caractères de ce paysage vont donc déterminer le type de stratégie adaptative qui sera favorisé. Un paysage où les perturbations sont fréquentes favorisera des syndromes de fécondité élevée, reproduction précoce et forte dispersion. Les caractères étudiés sont la stérilité mâle chez *Thymus vulgaris* L. et les cycles de vie des espèces du genre *Medicago*.

L'étude expérimentale sera menée à deux échelles : l'une fine, afin d'obtenir une précision dans la relation établie entre le trait biologique concerné et le paysage étudié, l'autre grossière, afin de connaître le caractère de généralité de cette relation. Pour établir cette relation, les résultats expérimentaux seront confrontés à l'approche théorique développée à l'aide de simulations informatiques.

Perspectives d'applications

L'étude doit indiquer dans quelle mesure le paysage est une unité homogène et originale pour une espèce donnée, donc s'il est essentiel de le préserver. La diversité génétique liée aux stratégies adaptatives est en général recherchée en amélioration des plantes.

Participants

D. COUVET, J.M. PROSPERI, I. OLOVIERI, F. DI GIUSTO, D. BERTRAND

Débats

Les problèmes rencontrés concernent entre autres la définition des individus de *Medicago* ; apparemmment les discontinuités rencontrées sur le terrain facilitent cette différenciation. Le découpage en micro-site, site et paysage méritent d'être préciser spatialement. Les insectes sont au départ considérés comme vecteur neutre, mais cette hypothèse dont être étayée.

Écologie du paysage, biologie des espèces et perturbations en région méditerranéenne

M. DEBUSSCHE. C.N.R.S., Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques

Objectifs et problématiques

La végétation et les paysages de la région méditerranéenne sont largement le résultat de l'action de l'homme, marqués par une longue suite de déprise et de réutilisation. Etudier l'écologie et la dynamique du paysage, c'est en grande partie étudier les conséquences des actions passées et actuelles de l'homme, des perturbations qu'il crée sur la dynamique des espèces végétales et animales.

L'objectif, exprimé de façon très générale, consiste à analyser les interactions entre la structure du paysage, focalisée sur les interfaces entre les formations végétales et leur hétérogénéité, la dynamique des espèces végétales, liée à leurs caractères biologiques et démographiques, la fréquence de l'avifaune disséminatrice de «semences» et son utilisation de l'hétérogénéité de la végétation.

La zone étudiée se situe dans les garrigues de Montpellier et en Corse.

En se plaçant en situation de lisière (écotone), l'étude des modifications du succès d'installation des principales espèces ligneuses (en tant que modèles biologiques) est privilégiée, en fonction de la distance à la source de diaspores, de la fermeture de la végétation en place (en insistant sur le recouvrement de la strate herbacée), de l'humidité du sol. Une expérimentation est aussi conduite par semis de graines à distances croissantes de la lisière et dans les formations végétales les plus représentatives.

En plus du groupe des espèces ornithochores des garrigues, au rôle très important dans le déroulement des successions l'observation porte plus particulièrement sur deux espèces dominantes du maquis corse, *Erica arborea* et *Arbustus unedo*. Les caractères biologiques et démographiques étudiés concernent des paramètres de dissémination, de germination et de survie.

L'avifaune disséminatrice est étudiée en situation d'écotone, en définissant pour les principaux disséminateurs des compartiments d'hétérogénéité exploités, les localisations différentes de dissémination et l'éventail des espèces disséminées. En période de fructification, l'exploitation de la «micro-hérérogénéité» par l'avifaune est étudiée pour essayer d'expliquer le choix des fruits disséminés en confrontant les résultats à la valeur nutritive spécifique de cette pourriture.

Perpectives d'applications

En région méditerranéenne, l'abandon de la culture se déroule progressivement depuis une centaine d'années et se poursuit encore localement. Des usages de substitution se sont parfois développés. Cependant l'envahissement par les ligneux des cultures abandonnées et des terrains de parcours est un phénomène général. Il s'agit de comprendre la nature et la vitesse de l'envahissement et de détecter les facteurs intervenants et les différentes interactions. Un modèle permettant une interprétation générale de la dynamique de ce phénomène est en cours de développement et d'utilisation au Centre L. Emberger et à l'E.N.S.

Participants

M. DEBBUSCHE, J. FISCHER, J. LEPART et J. MARTIN, P. ISENMAN, F. MESLEARD, R. RAMBAL, J.C. THIBAULT.

Débats

Cette manière d'appréhender les problèmes posés par la compréhension des interactions entre la structuration de l'espace, le régime de perturbations et la dynamique d'espèces ligneuses et d'oiseaux disséminateurs de végétaux semble prometteuse, et ce d'autant que le programme fait partie d'un ensemble plus vaste. C'est peut-être aussi une manière de revoir la définition et l'utilisation du concept d'association.

Flux de matières, équilibre et reproductibilité des systèmes agraires. Le cas des paysages ruraux du Népal

J.F. DOBREMEZ, C.N.R.S., G.R.E.C.O. «Himalaya-Karakorum»

Objectifs et problématiques

Les sociétés rurales de montagne utilisent de unités d'espace (systèmes biologiques) variées pour assurer leur subsistance. Ces unités d'espace sont localisées ; leur ensemble forment un paysage. On peut l'assimiler à un système agraire (une société + des ressources naturelles + un espace de production agricole + un troupeau + un ensemble de techniques). Il s'agit de vérifier que l'ensemble de ces unités fonctionne bien comme un paysage, c'est-à-dire qu'il y a des interactions fonctionnelles.

On analyse essentiellement les flux de matière entre unités du paysage. Ces flux de matière sont le résultat de la diversité des structures et des fonctionnements des unités et le résultat des techniques mises en oeuvre au regard des besoins de la société et de la connaissance qu'elle a des ressources et de leur gestion.

- Les flux actuels entraînent-ils une modification de structures et des fonctionnements des unités du paysage ?
- Les flux actuels permettent-ils une reproductibilité des systèmes agraires ?
- Peut-on prévoir les effets des innovations (aménagement, développement...) sur les flux, c'est-à-dire sur le fonctionnement, la structure et l'évolution du paysage.

Caractéristiques du projet : analyse faisant intervenir, ensemble, des écologistes, des géographes, des ethnologues et des agronomes.

Site d'étude : villages des collines du Népal Central (Districts de Gulnir et Arghekhanchi).

Perspectives d'applications

Du point de vue fondamental, ces travaux devraient apporter des éléments permettant d'interpréter la dynamique de structures de paysages au regard des activités agricoles et pastorales et de mieux cerner ce que recouvrent les termes : ressources renouvelables, reproductibilité, etc... Malgré la spécificité des milieux concernés, cette interprétation devrait être généralisable. La connaissance du fonctionnement et de la dynamique des paysages ruraux auront une application directe en termes d'innovation que proposera le programme de développement agricole des deux districts.

Participants

J.F. DOBREMEZ, L. REDAUD, C. MICHAUD, Y. HOUDARD, F. SIBELET, F. SEGALA, G. TOFFIN, M. LECOMTE, P. RAMIREZ, D. BLAMONT, J. SMADJA.

Débats

La mise au point à partir des données satellitaires, des analyses dynamiques et de la prise en compte des budgets temps des agriculteurs constitue le point fort de l'étude. Cette démarche très globali-

sante permettra d'élargir le champ d'observation bien au-delà des approches habituelles en sciences naturelles, avec la prise en compte de la dimension spatiale, de l'hétérogénéité, des échanges intersystèmes et des activités humaines structurantes.

Structure et dynamique des paysages de Bretagne intérieure
J. TOUFFET. Université de Rennes I, Laboratoire d'Écologie Végétale

Objectifs et problématique

La Bretagne intérieure, comme beaucoup de zones rurales, a subi des modifications considérables ces dernières années. Le bocage se transforme, les zones humides disparaissent, les landes sont reboisées, les prairies sont abandonnées. L'équilibre agro-sylvo-pastoral antérieur est ainsi remis en cause. Toutes ces modifications se sont répercutées sur la structure du paysage et sur les échanges entre ses diverses composantes.

La conception du paysage adoptée par l'équipe peut être assimilée à celle du complexe d'écosystèmes tel qu'il a été présenté par BLANDIN et LAMOTTE (1985).

Le paysage est déterminé par : une organisation et une structure, un fonctionnement et une dynamique. La perception écologique des «unités paysagères» dépend pour une bonne part de l'échelle de référence.

Deux échelles d'étude sont privilégiées :

— 1ère échelle pour une analyse régionale au niveau du «pays» : entité géologique et géomorphologique qui détermine les contraintes physiques autour desquelles sont développées les activités rurales qui ont modelé le paysage, par exemple, le bocage du bassin schisteux différent du bocage des collines granitiques du Coglès ou du Pays de Dol (rôle des traditions et des usages).

— 2ème échelle pour une analyse locale en se servant d'exemples contrastés, par exemple, les Landes des Monts d'Arrée différentes des Landes de Paimpont.

La méthodologie développée comporte des analyses de :

— Structure : topographie + architecture végétale, unités taxonomiques et phytocénotiques, interfaces ou modalités de contact (apposition-imbrication-gradation).

— Fonctionnement : niveau des échanges ou flux nets de matière ou d'espèces.

— Dynamique variabilité des successions (différents scénarios), stades d'évolution ou blocages

Perspectives d'applications

Le programme doit aboutir à une bonne connaissance des structures paysagères de Bretagne intérieure et à leur délimitation spatiale (cartographie) Elle est nécessaire avant d'aborder l'étude interdisciplinaire des flux de matière et d'énergie.

Participants

J. TOUFFET, B. CLÉMENT

Débats

L'utilisation de termes génériques tels que landes et zones humides peuvent engendrer des quiproquos du fait qu'ils sont utilisés dans le langage courant dans des contextes culturels différents. Ils méritent d'être définis précisément dès le départ pour éviter toute confusion. Les échelles de travail des écologistes et des géographes diffèrent souvent, selon les problématiques, une base commune doit être trouvée

II — RÉFLEXIONS SUR LES CONCEPTS ET LES MÉTHODES

Les débats qui ont suivis les exposés et la réflexion menée en commun par l'ensemble des participants ont permis de dégager les points forts des problématiques et les obstacles méthodologiques.

En résumé, de l'analyse des programmes il ressort que la question du référentiel spatial, en particulier la délimitation du paysage et les critères à utiliser, sont au centre des préoccupations des équipes. De même, les problèmes liés à la définition des unités fonctionnelles, selon les niveaux d'organisation appréhendés (population, communauté, écosystème) et les apports de ce concept à la recherche en écologie méritent d'être soulignés. Par ailleurs, les différents sens donnés au terme «unité opérationnelle» usité au cours des opérations d'aménagement du territoire doivent être précisés.

Au plan méthodologique sont abordés les points suivants : la délimitation en continu ou en discontinu de zones d'étude ; les pas de temps, les phénophases ; les problèmes de morphologie, de structure (horizontale, verticale, temporelle) ; la mise en oeuvre de l'expérimentation, grandeur nature ou simulée

Deux ateliers ont alors été mise en place pour traiter de manière plus approfondie les thèmes suivants .

- Atelier I : Quelles sont les unités de base du paysage ?
- Atelier II : Quelles sont les relations entre le paysage, les populations et les communautés ?

Des rapports de synthèse ont été présentés et rédigés par les responsables de ces ateliers, ils sont repris dans leur intégralité.

Rapport de synthèse de l'atelier I : Unités de base du paysage
Rédaction de P. TRÉHEN

Remarques préliminaires

Toute analyse objective d'un phénomène repose sur l'adoption d'un système de mesure, et par conséquent d'unités mesurables. Dans le cas du paysage, la quantification des phénomènes n'est pas de même nature, en raison de leur complexité et du caractère multiple de leur genèse. En conséquence, le terme «unité de base» permet seulement de connaître les familles de processus qui contribuent à façonner un paysage, sans préjuger des moyens de quantification.

La notion de paysage est par essence même située à l'échelle de perception humaine dans l'espace et dans le temps. Seulement, l'échelle humaine varie énormément en fonction de l'essor des technologies. Sans vouloir développer ce sujet, rappelons simplement que la quantité d'espace nécessaire à la production de nourriture n'est pas la même lorsqu'on passe d'une civilisation de chasseurs ou de cueillette, à une civilisation agricole, puis industrielle. Or, un paysage est constitué d'espaces contigus ou qui peuvent constituer une unité fonctionnelle, une unité opérationnelle dans une perspective d'aménagement

L'écologie du paysage intègre aux notions évoquées ci-dessus celles de la quantification des échanges entre les éléments structurants du paysage. Il est clair que tous ces échanges devraient être traduisibles en unités d'énergie quelle que soit la forme prise par celle-ci : synthèse de matière vivante, mouvements, échanges thermiques, échanges d'informations diverses .Il semble aussi que l'échelle de perception puisse être différente suivant les unités constitutives retenues pour la caractérisation du paysage.

C'est dans ce contexte que le groupe de travail a retenu trois groupes d'unités de bases du paysage :

— Les unités biologiques,

— Les unités administratives,

— Les unités d'usage.

Les unités biologiques du paysage

Un paysage est le plus souvent un complexe d'écosystèmes, dont les unités biologiques sont la population, les communautés et les écosystèmes. Ces unités biologiques sont décrites par les moyens habituels à la biologie des populations, et à l'écologie description des structures, de la dynamique, et mesure des flux d'énergie. La structure verticale ou horizontale d'un paysage n'est pas faite de la somme des structures des écosystèmes, ou des populations, mais elle en est la résultante. En conséquence, la mesure de sa complexité ne repose pas sur les mêmes bases que la complexité de chacune des structures élémentaires.

La dynamique d'un paysage est liée à l'intensité des échanges entre les différentes composantes biologiques. Elle dépend aussi des notions de risques et des potentialités mesurées par leur intensité et leur prévisibilité.

Il n'existe pas de typologie unique des paysages (ou des éléments constituants d'un paysage). Par contre, les unités biologiques prises en compte dans le paysage déterminent un protocole d'échantillonnage de l'espace et du temps approprié permettant de décrire les structures et les successions. Les unités biologiques généralement prises en compte ou qui devraient l'être sont :

— la structure de la végétation,

— le pouvoir de dispersion des organismes végétaux et animaux,

— l'espace nécessaire à la réalisation des fonctions vitales des organismes croissance, reproduction, nutrition, etc...

— les ressources (espace, matière, énergie, temps, etc...) nécessaires à la structuration et la pérennisation d'une communauté et d'un ensemble de communautés de biocénoses, etc..

La grande question est de savoir : quelles sont les communautés, les biocénoses, qui doivent être retenues ? Doit-on faire un choix ? Quelles sont les limites géographiques d'un paysage ?

Les unités administratives

Ce sont les unités opérationnelles, indispensables à définir pour connaître les principaux interlocuteurs impliqués dans un projet d'aménagement. Il est de fait exceptionnel qu'une unité de paysage puisse être délimitée géographiquement à partir de critères biologiques qui, par définition, les rendent toutes interactives. Il existe des unités géographiques, basées sur des critères climatiques, topographiques, et géologiques, voire même très souvent des unités pédologiques, enfin des unités administratives, la commune, le canton, le département, la région.

Les expériences récente d'aménagement foncier, de remembrement, ont toujours ou presque toujours eu comme unité de base la commune. Faut-il nécessairement conserver ce cadre administratif dans les perspectives de gestion des espaces en référence avec la déprise agricole, ou celui des problèmes liés par exemple à la qualité des eaux d'un estuaire, ou les aménagements cynégétiques, etc...

Question à résoudre : Comment ajuster les questions relatives aux unités biologiques du paysage et celles qui aboutissent à des propositions d'aménagement se concrétisant dans l'espace au travers des unités administratives ?

Les unités d'usage

Les usages et surtout l'évolution des usages sont les facteurs principaux de l'organisation et de la dynamique des paysages. Il faut distinguer les effets immédiats d'arasement des talus, de la dispersion des structures végétales, de l'ouverture du paysage, des effets différés à moyen terme, voire à long terme, qui sont le plus souvent les conséquences des premiers. Les effets à moyen terme sont le plus souvent des manifestations beaucoup plus complexes déterminées par des modifications de processus écologiques fondamentaux . la production primaire, la consommation, la décomposition, et des processus économiques et sociaux.

Il serait donc important d'intégrer à la caractérisation du paysage une simulation de sa dynamique dans trois situations complémentaires qui sont :

— le maintien des activités,
— la disparition des activités,
— le(s) changement(s) des activités.

Enfin l'intégration de l'histoire des usages permet de suppléer à l'étroitesse des études instantanées, de mieux interpréter la notion d'hétérogénéité en lui donnant une référence temporelle, enfin de prendre en compte les variations de la disponibilité et l'accessibilité des ressources contenue sous la surface du sol, et dans les eaux.

Interactions entre unités du paysage

La dynamique des paysages est liée à l'existence des flux. Les unités biologiques, et les usages, permettent d'envisager de mesurer les flux d'espèces, de matière, et d'énergie, soit horizontalement d'une unité à l'autre ; soit verticalement, et d'en estimer les fluctuations temporelles.

Il est aussi important de définir les unités administratives qui permettront de rendre compte le plus directement des exportations et importations de matière et d'énergie L'approche économique est un relais important tant sur le plan administratif que sur celui des échanges entre grands types de paysages.

Les flux d'informations caractérisant les grands types de paysages sont également à prendre en considération. Dans ce cas, l'évaluation et encore incertaine et pose quelques questions, qui devraient faire l'objet d'une discussion plus approfondie, basée sur l'analyse comparée des processus de communication propres à chacun des trois types d'unités : biologiques, administratives, et usages, qui sont nécessaires à la compréhension d'un paysage.

Rapport de synthèse de l'atelier II : Relations paysage, populations, communautés

Rédaction de J. LEPART

Le groupe a abordé le sujet d'une manière un peu désordonnée en fonction de la variété des centres d'intérêt de ses membres. Le schéma de synthèse proposé ne peut donc rendre compte de la richesse de la discussion, ce d'autant plus que la clarté a été privilégiée plutôt que la représentativité. L'ordre de présentation correspond à la fois à l'ordre des phases d'une étude de paysage et aussi à l'ordre d'importance des choix réalisés

Problématique

L'objet «paysage» est toujours à définir en fonction des organismes que l'on a chosi de privilégier ou dont l'étude est imposée en raison de leur importance dans une opération d'aménagement ou de conservation. Il n'y a pas un paysage mais des paysages qui diffèrent en fonction des modes de perception et d'exploration des organismes concernés

Il n'y a probablement pas de problématique spécifique au paysage ; les questions sont celles qui sont déjà posées en écologie évolutive ou en écologie fonctionnelle. Par contre, les réponses apportées à ces questions peuvent être largement renouvelées par la prise en compte du paysage, c'est-à-dire de la dimension spatiale des processus biologiques. C'est la raison essentielle de l'intérêt porté à la notion de paysage.

Le choix d'un matériel biologique adapté

Compte tenu de ce qui a été dit plus haut, c'est un choix très important qui doit être réalisé en tenant compte de la problématique retenue. Le réalisme impose de constater que les nombreuses contraintes (connaissance du matériel biologique par les chercheurs, proximité de la région d'étude...) ne permettent pas toujours de choisir le matériel le mieux adapté à la problématique.

Le choix des éléments pertinents du paysage

Un paysage est beaucoup trop complexe pour être étudié d'une manière exhaustive ; on sera donc amené à extraire les éléments

pertinents par rapport à la problématique et au matériel biologique. Il s'agit en principe d'éléments structuraux qui peuvent affecter le comportement, la dynamique des organismes concernés.

Le choix de situations simplifiées

La coexistence dans un espace restreint d'éléments de paysage (mosaïque, zones contrastées : forêt-écotone-prairies, système de taches...) fournit des conditions particulièrement simples pour une étude. Le mode d'échantillonnage doit alors être défini en fonction de la problématique et de la configuration des situations retenues ; les transects constituent un moyen d'étude approprié

Les emboîtements d'espace

Il est généralement utile d'analyser un problème à plusieurs échelles d'espace. C'est encore plus vrai lorsqu'il s'agit du paysage. Il convient toutefois de remarquer qu'il est difficile d'intégrer des études conduites à deux échelles d'espace.

Le choix des méthodes

C'est le dernier et le moins important des choix à réaliser pour une étude d'écologie du paysage. Il convient toutefois d'y apporter le plus grand soin. Il n'y a pas de méthode standard qui puisse être généralement conseillée. Les méthodes classiques de l'étude de la dynamique d'un processus biologique (analyse synchronique, diachronique par reconstitution indirecte, suivi direct...) peuvent être employées avec profit en tenant compte de toutes les critiques que l'on peut faire sur leur emploi.

Des expérimentations devraient, dans la mesure du possible, être réalisées ce qui et sans doute plus facile si on s'intéresse à des micro-paysages ; une approche comparative utilisant par exemple la variété des modes d'action de l'homme sur un paysage (cf. le bocage) peut parfois s'y substituer.

La modélisation est, en principe, un moyen particulièrement utile pour analyser les conséquences d'un certain nombre de situations ou de caractéristique biologiques sur la dynamique d'utilisation de l'espace ; elle est d'un emploi plus difficile dans des situations complexes. Le plus important est sans doute de retenir que toute démarche scientifique part d'une théorie (qui se réduit parfois à quelques hypothèses implicites) dont les prédictions sont testées dans des situations particulières. L'essentiel est alors, qu'il y ait ou non modèle, d'expliciter les hypothèses sous-jacentes à la demarche retenue

Par ailleurs, trois problèmes ont été soulevés soit dans le groupe soit au niveau de la discussion générale :

● *Les événements rares*

Ils sont souvent plus significatifs pour la dynamique d'un paysage que les événements moyens. Des perturbations très rares et donc parfois très mal connues constituent parfois des événements majeurs qui affectent durablement la structure d'un paysage.

● *Structure et fonctionnement*

La structure est en partie le résultat d'un fonctionnement passé et le fonctionnement actuel dépend en partie de la structure du paysage. Mais cette interdépendance n'est que partielle (cf. le paragraphe précédent : la structure est parfois très influencée par les perturbations qui sont difficilement assimilables à un fonctionnement). La structure n'est donc pas un indicateur très fiable du fonctionnement ; elle peut cependant être parfois utilisée en tant que telle pour des raisons d'économie de moyens.

● *Paysage humain et paysage biologique*

Pour des raisons évidentes, nous avons tendance à nous intéresser particulièrement au paysage en tant que création et domaine d'activité de l'homme. Le problème est alors de savoir quelles sont les liaisons entre le paysage créé par l'homme et le paysage de l'organisme étudié. Le «paysage humain» est d'abord une structure pour les organismes étudiés, c'est aussi un système en fonctionnement dans la mesure où l'action de l'homme se prolonge.

La question des relations entre les deux types de paysage est sans doute essentielle pour résoudre des problèmes d'aménagement et de conservation. Elle mériterait sans doute une réponse plus fine et devrait peut-être faire l'objet d'un débat ultérieur à la lumière de nos expériences

CONCLUSION

L'écologie du paysage est reconnue au plan international, son développement s'appuie sur l'action d'une association (International Association for Landscape Ecology) responsable de la publication d'un bulletin de liaison et organisatrice de trois conférences internationales sur le sujet, ainsi que sur la création d'une revue scientifique (Landscape Ecology, S.P.B. Academic Publishing).

Le compte E G.P N. a choisi de soutenir le lancement de l'Écologie du paysage en France. La procédure de la mise en place de l'appel d'offres avec une certaine mobilisation des partenaires scientifiques et gestionnaires, les clarifications apportées lors des journées de travail de Toulouse ont permis de mettre en place les programmes dans de bonnes conditions. Les équipes progressent et les résultats sont attendus pour fin 1989. La communauté scientifique dans son ensemble devrait en bénéficier.

L'intérêt pour le Ministère de l'Environnement d'avoir initié cette action se situe dans le caractère novateur des approches développées par les programmes. L'écologie du paysage implique la prise en compte des phénomènes anthropiques, de leurs impacts sur l'évolution des milieux. Elle privilégie surtout l'analyse spatiale à une échelle significative au regard du déroulement des processus liés aux activités humaines. L'écologie du paysage devrait ainsi permettre le transfert de connaissances utiles pour les projets d'évaluation des risques écologiques, les études d'impacts des aménagements et les opérations de restauration des systèmes dégradés

LISTE DES PARTICIPANTS AUX JOURNÉES DE TRAVAIL DE TOULOUSE

CONTRACTANTS

M. BALENT, Mme SAUGET, M. COURTIADE, I.N.R.A./Unité de Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement, Centre de Recherches Agronomiques
— Structure, fonctionnement et évolution des paysages d'une petite région agricole des coteaux du Sud Ouest.

Mme BUREL, Université de Rennes, Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés
— Évolution des structures des paysages agricoles et richesse biologique des éléments d'inculture - Cas des bocages.

M. COUVET, C.N.R.S., Centre d'Étude Phytosociologiques et Écologiques, M. PROSPERI, I.N.R.A.
— Influence de la structuration du paysage sur la diversité des stratégies adaptatives.

M. DEBUSSCHE, M. LEPART, C.N.R.S., Centre d'Études Phytosociologiques et Écologiques.
— Écologie du paysage, biologie des espèces et perturbations en région méditerranéenne.

M. DELATTRE, M. PASCAL, M. GIRAUDOUX, I.N.R.A., Laboratoire de la Faune Sauvage et Cynégétique
— Étude comparative des évolutions de populations de rongeurs (Microtidés) de prédateurs (Mustélidés et Renard) et de parasites (Cestodes hépatiques). Rôle du paysage.

M. DOBREMEZ, C.N.R.S., G.R.E.C.O. «Himalaya-Karakorum».
— Flux de matières, équilibre et reproductibilité des systèmes agraires. Le cas des paysages ruraux du Népal.

M. FROCHOT, M. FAIVRE, Université de Bourgogne, Laboratoire d'Écologie
— Les oiseaux des boqueteaux : étude écologique de la fragmentation de la forêt dans le paysage agricole.

M. LAUGA et M. JOACHIM, C.N.R.S., Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables
— Dynamique spatio-temporelle des peuplements d'oiseaux en rapport avec le morcellement du paysage forestier dans la moyenne vallée de la Garonne.

M. TOUFFET et M. CLÉMENT, Université de Rennes, Laboratoire d'Écologie Végétale.
— Structure et dynamique des paysages de Bretagne intérieure.

M. TREHEN, M. DELETTRE, Université de Rennes, Station Biologique de Paimpont
— Inter-relations entre les flux d'espèces en environnement hétérogène et les exigences écologiques de quelques espèces de Diptères

MEMBRES DU COMITÉ E G P N

M. BARBAULT, Université de Paris VI, École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie.

Melle BARRE, Ministère délégué chargé de l'Environnement, S R E.T.I E.

M. BILLAUD, Université de Paris X, Groupe de Recherches Sociologiques.

M. CABANEL, Ministère de l'Équipement, Mission du Paysage.

M. DECAMPS, Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables

M. FLEURY, Ministère délégué chargé de l'Environnement, S.R E.T.I E.

M. GIGAN, Ministère de l'Agriculture, Bureau du Développement Local.

M. LECOMTE, I.N.R.A., Cellule Environnement.

M. LEFEUVRE, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés

M. LONG, C.N.R.S.

M. VIVIAN, Réseau Alpin/L.A.M.A.

INVITÉS

Mme BARNAUD, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés.

M. BAUDRY, I.N.R.A., Département sur les Systèmes Agraires et le Développement

M. GENARD, Groupe d'Études et de Recherche en Écologie Appliquée, Université de Bordeaux I.

M. GODRON, Centre d'Études Phytosociologiques et Écologiques, Section d'Étude des Systèmes Écologiques.

Mme LESCOURRET.

Point de vue

QUELQUES RÉFLEXIONS SUR L'«ÉCOLOGIE DU PAYSAGE»

par René DELPECH

Depuis quelques années, on constate, dans certains domaines et pour certains groupes de pensée, une évolution sémantique de l'emploi de mots qui fait que, selon la formation que l'on a reçue (ou que l'on n'a pas reçue) et les «milieux» que l'on fréquente, on ne sait plus exactement de quoi il s'agit lorsqu'on entend prononcer un mot, une locution ou même une phrase. Cette tendance actuelle à une sorte de «babélisme scientifico-linguistique» où chacun parle sa propre «langue» et cherche à l'imposer nous paraît fort regrettable à tous points de vue.

L'expression **«écologie du paysage»** (utilisée sans qualificatif) n'échappe pas à cette tendance puisqu'elle associe deux mots (et concepts) qui n'ont, en fait, pas grand chose à voir l'un avec l'autre si on les comprend dans leur acception stricte. En effet :

1) Le **paysage** peut se définir comme une portion de **territoire** observable globalement à partir d'un point donné et comprenant un ensemble structuré d'éléments naturels (géomorphologiques, hydrologiques, végétaux, ...) et d'éléments d'origine artificielle liée à l'action humaine actuelle ou passée (terres cultivées, constructions, voies de communication, etc.).

En tout état de cause, le paysage (au sens général), même s'il comprend des organismes vivants, **n'est pas un être vivant** (puisqu'il intègre des éléments abiotiques importants).

2) L'**écologie** se définit aujourd'hui comme la science des relations entre les **êtres vivants** et entre ceux-ci (ou leurs communautés) et **leur** environnement. D'un point de vue strictement étymologique elle est la «science de la demeure» (ou de l'habitat). Mais cette notion d'habitat n'a de sens qu'en fonction de l'existence **d'habitats** !

D'après ces définitions, il ne peut donc y avoir d'écologie du paysage **en général**. Peut-on alors concevoir une écologie du paysage **végétal** ? Là encore il ne peut y avoir de conception générale car cela dépend des cas d'espèce. Un paysage (même réduit à sa seul composante végétale) peut en effet, selon les cas, être uniforme ou plus ou moins diversifié. C'est seulement dans le cas où un paysage se révèle parfaitement uniforme (à un instant donné, par exemple la steppe), que l'on peut, à la rigueur, parler de son écologie. Encore s'agit-il alors de l'écologie de la steppe en tant que **formation végétale définie**, donc de l'écologie **d'une** formation particulière. Lorsque le paysage est diversifié (cas le plus fréquent) on ne peut plus parler de son écologie mais de l'écologie (ou plutôt des «écologies») de chacun des éléments vivants qui le structurent (haies, bois, prairies de divers types, ceintures aquatiques, etc.). En dehors de l'histoire floristique régionale (qui ne peut en aucun cas être identifiée à un facteur écologique), seul le climat **général** (et parfois la lithologie, lorsqu'elle est uniforme) peut être considéré comme facteur explicatif commun à ce niveau. Les facteurs meso- et microclimatiques, édaphiques, hydrologiques, biotiques, anthropiques, d'une importance fondamentale en écologie, varient en effet pour chaque élément du paysage selon sa situation à l'intérieur du territoire inclus dans le paysage considéré.

On saisit donc, par cette analyse, l'ambiguïté qui caractérise le syntagme «écologie du paysage». Cette constatation entraîne la nécessité **préalable** de bien expliciter **la finalité et la problématique** de ce que l'on souhaite étudier, puis de rechercher les mots et locutions les plus adéquats pour les exprimer sans céder à la mode (voire à la magie !) médiatique actuelle de certains vocables.

EXTRAIT DU RAPPORT DE CONJONCTURE DE LA SECTION 32 DU C.N.R.S. (octobre 1988)

PROCESSUS FONCTIONNELS ET HIÉRACHIE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES

Toutes les analyses consacrées à la structure des écosystèmes, qu'il s'agisse de milieux aquatiques ou de milieux terrestres, de zones tempérées ou d'espaces tropicaux et subantarctiques, ont souligné leur hétérogénéité constitutive. Celle-ci s'exprime à différentes échelles d'espace et de temps, variables selon les processus étudiés. Un tel emboîtement d'hétérogénéités a de profondes conséquences sur le fonctionnement des systèmes écologiques et doit recevoir plus d'attention que par le passé.

Ce problème majeur de **la prise en compte des emboîtements d'hétérogénéité, ou de changements d'échelle**, est devenu de pleine actualité avec l'essor de la théorie de la «dynamique des taches» et le renouveau de l'écologie des paysages. Sur cette base, les recherches progressent actuellement dans trois directions complémentaires.

● Une première dimension s'exprime à travers une **approche populationnelle renouvelée par la prise en compte des perturbations naturelles** et de la dynamique des structures spatiales. Elle concerne l'effet de ces processus sur la distribution, la disponibilité, la fluctuabilité, la stabilisation des populations animales et végétales, ainsi que sur l'évolution des stratégies adaptatives correspondantes.

● Une seconde dimension vise à déceler **l'influence des ruptures d'homogénéité sur les processus de redistribution au sein du paysage**, c'est-à-dire les flux en matière, d'énergie et d'espèces. Elle consiste à étudier aussi bien les modalités des transferts biogéochimiques entre systèmes écologiques connectés ou chevauchants, que la biologie des invasions d'espèces et leurs conséquences sur les peuplements.

● La troisième dimension du problème enfin, indissociable des précédentes, se rapporte à **la prise en compte du rôle moteur**, structurant et destructurant, des **processus anthropiques** dans la dynamique des paysages et des peuplements qui les composent. Au plan fondamental cette dimension débouche sur la compréhension des systèmes écologiques complexes dont l'homme est une part active ; au plan finalisé, elle débouche sur la gestion des espaces et des espèces.

L'Écologie du Paysage connaît actuellement un renouveau et un développement spectaculaire. Les secteurs à développer en priorité sont à la fois d'ordre méthodologique et conceptuel.

L'étude de l'hétérogénéité des structures, de leur variabilité, doit en effet faire appel à des méthodes nouvelles : la notion de situation moyenne perd ici son utilité alors que celle de différence, d'écart, d'événement rare deviennent seules pertinentes. En fait, toute la méthodologie concernant la spatialisation des phénomènes est à développer. L'une des approches possibles, en voie d'élaboration aux U.S.A., consiste à développer des modèles de simulation qui décrivent, en termes de changement dans le fonctionnement, la réponse des systèmes à des gradients et des ruptures de l'environnement (climatiques, édaphiques, successions). Cette approche vise à placer le fonctionnement dans une échelle spatiale. A plus long terme, dans un contexte de changement climatique ou un contexte de modification dans l'utilisation des écosystèmes par l'homme, la perspective est de développer des outils capables de traduire l'échelle spatiale en échelle temporelle. Le succès que connaîtront probablement ces modèles dans les milieux complexes réside dans leur simplicité. Ils prennent en compte des paramètres relativement accessibles, tels que des données climatiques, l'eau, le carbone et l'azote. Leur structure repose pour une part sur des relations empiriques, en particulier la relation entre l'intensité des processus et des facteurs du climat, mais les flux sont décrits en termes de mécanismes. La simplicité de ces modèles entraîne des pas de temps élevés de l'ordre de 10 à 50 ans. Leur intérêt réside dans la prédiction. Ce type d'approche devrait connaître dans l'avenir un développement important puisqu'il tente d'intégrer le fonctionnement au niveau spatial et que la finalité est du domaine prédictif. L'expérimentation en milieu naturel ainsi qu'en milieu simplifié contribuera à son perfectionnement

Sur le plan théorique, d'importants développements sont à prévoir autour des deux concepts clés de connectivité et d'écotone.

LE CONCEPT DE CONNECTIVITÉ

Les paysages européens portent la marque de l'ancienneté de leur occupation par l'homme ; ils sont à des degrés divers artificialisés. Les habitats naturels ont subi, de ce fait, une double transformation : leur superficie s'est dans l'ensemble réduite (processus de fragmentation) et leurs liaisons se sont amoindries (processus d'isolement). Cette tendance des trois à cinq derniers siècles s'inverse actuellement par endroits avec le phénomène de déprise agricole. Les conséquences de ces remodelages sont nombreuses mais encore imparfaitement connues. Le peu que l'on sait montre que beaucoup de processus naturels sont affectés par cette disposition en mosaïque des habitats, et que la plupart des flux naturels (matière, énergie, espèces) s'en trouvent modifiés. On conçoit alors toute l'importance des éléments de liaison entre les fragments séparés de ces milieux (par exemple les haies dans un paysage bocager ou les ripisylves dans un paysage fluvial) que l'on regroupe sous le terme générique de «réseau» ou de «corridors». Le concept de connectivité, relatif à la disposition et aux rôles joués par ces réseaux et ces corridors, mérite d'être étendu à divers domaines de la biologie des populations et des écosystèmes.

LE CONCEPT D'ÉCOTONE

Il est utilisé depuis longtemps pour définir la zone de transition qui, à l'échelle de la dizaine ou de la centaine de mètres, sépare deux communautés végétales. La tendance actuelle est à un élargissement de cette notion. Est considérée comme écotone toute transition entre systèmes écologiques qui, à diverses échelles d'espace et de temps, permet, favorise, filtre ou interdit les échanges. Ex : ripisylve le long d'un cours d'eau.

Cet élargissement permet de mieux insérer la notion d'écotone dans la problématique de la dynamique des taches. En effet, si les interactions entre les éléments d'un paysage influencent sa dynamique d'ensemble, les écotones constituent les limites entre ces éléments et, à ce titre, sont susceptibles d'en modifier les interactions réciproques.

Se posent alors des questions sur le rôle de ces écotones en fonction de leur fréquence, de leur taille, de leur diversité, de leur persistance. Comment s'exerce leur influence sur les échanges entre systèmes adjacents ? Quel rôle ont-ils sur la stabilité de ces systèmes ? Ou encore sur le maintien de la diversité biologique à différentes échelles ? Quelle est leur sensibilité aux perturbations ?

ANNONCE DE COLLOQUE

Le Comité d'organisation du Colloque International Européen

LE RONGEUR ET L'ESPACE

a le plaisir d'annoncer la tenue de la seconde réunion, en mars 1989, et se prépare à accueillir tous les chercheurs concernés par les mots-clés du programme scientifique.

Nous rappelons que le but de ce colloque est de réunir les chercheurs concernés par les interactions du système (Rongeur-Environnement), quelles que soient l'échelle spatiale et l'échelle temporelle de leur approche, afin de faire le point sur les préoccupations, les problématiques, les perspectives de ce secteur de recherche. L'éventail des disciplines concernées est ouvert, des sciences du comportement et de l'environnement, à la biogéographie et à la génétique des populations, de la paléontologie à la taxonomie.

Le colloque scientifique se déroulera les ***mercredi 1er*** et ***jeudi 2 mars 1989***. Il sera suivi le ***vendredi 3 mars***, d'un ***forum*** sur le thème «*Le Rongeur dans l'Espace économique*», interface entre recherche scientifique et vie économique.

PROGRAMME SCIENTIFIQUE

La réunion se tiendra dans les locaux de l'Université, au centre de Lyon. Les communications et les discussions se dérouleront en assemblée plénière. Chacune des quatre séances comportera au moins une communication de synthèse. Le français sera la langue officielle de cette réunion. Les communications orales porteront sur des synthèses ou des travaux originaux ; elles ne devront pas dépasser 30 minutes, discussion comprise. Des communications affichées (posters 75 × 100 cm) seront aussi acceptées. L'emploi du temps devrait permettre de réaliser une table ronde et, en parallèle, un ou plusieurs ateliers techniques (faisant le point sur une méthode ou une technique, comme le piégeage, le marquage, l'analyse d'aliments, etc.) pour l'organisation desquels un appel d'offre est lancé.

Le comité d'organisation a obtenu que les actes de ce colloque soient publiés, par un éditeur spécialisé, sous forme de livre et diffusés en librairie.

Les décisions quant à la sélection des communications et à l'organisation définitive du programme scientifique seront prises par un Comité Scientifique Provisoire : C. Baudoin (Villetaneuse), C. Grenot (Paris), J.L. Hartenberger (Montpellier), M. Le Berre (Lyon), E. Le Boulangé (Louvain), F. Schenk (Lausanne).

Le comité scientifique recommande que les débats de cette session s'organisent de préférence, autour des axes suivants :

1 — Les Rongeurs et les milieux extrêmes
2 — Biogéographie historique et actuelle des Rongeurs
3 — L'utilisation de l'espace et de ses ressources par les Rongeurs.

Ce détail n'est pas limitatif et toute suggestion sera examinée par ce comité.

Pour tout renseignement complémentaire concernant ce colloque, contacter :

Michel LE BERRE
Secrétariat du Colloque «Le Rongeur et l'Espace»
Laboratoire d'Ethologie (UCBL1)
86, rue Pasteur — 69007 LYON, France — (78.72.08.65)

Directeur de la publication : P. BLANDIN
Fabrication : COMPO-SCIENCE - 34270 Les Matelles
Commission Paritaire 50062

TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 19, 1988
CONTENTS OF VOLUME 19, 1988

J.A. ALCOVER, J. GOSALBEZ. — Los Vertebrados terrestres de las islas Baleares y Pitiusas : una approximation biogeographica 153

C. ALMACA. — Remarks on the biogeography of euro-mediterranean *Barbus* (Cyprinidae, Pisces) 159

C. ALMACA. — Compte rendu de la table ronde : Les poissons des îles de la Méditerranée Occidentale (Baléares, Corse, Sardaigne, Sicile) 471

Cl. AMOROS, J.-P. BRAVARD, J.-L. REYGROBELLET, G. PAUTOU, A.-L. ROUX. — Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écocomplexes 531

J. BAUDRY. — Structures et fonctionnement écologique des paysages : cas des bocages 523

G. BESNARD, G. CARLIER. — Le régime hydrique de l'aulne blanc (*Alnus incana* (L.) Moench) dans une forêt riveraine du Haut Rhône 1

G. BIANCO, T. TARABORELLI. — I pesci rinvenibili in acqua dolce nelle isole Mediterranee e prezenza di *Gasterosteus aculeatus* del fenotipo semiarmatus in Sardegna 247

F. BLANC. — Différentiation génétique d'*Acanthodactylus pardalis* dans quelques peuplements de Lacertiliens de Tunisie 201

Ch.-P. BLANC. — Biogéographie des Reptiles des îles Zembra et Zembretta 255

Ch.-P. BLANC, J.N. LHÉRITIER. — Introduction (au Colloque sur les Vertébrés terrestres et dulçaquicoles des îles méditerranéennes) 105

Ch.-P. BLANC, S. NOUIRA. — Faune herpétologique des îles Kerkennah : inventaire, distribution et zoogéographie 259

P. BLANDIN, M. LAMOTTE. — Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe 547

S. BRUNO. — L'erpetofauna delle isole di Cres, Krk et Ada (Jugoslavia-Albania) 265

S. BRUNO. — Considerazioni sull'erpetofauna della Sicilia 283

L. CALOI, T. KOTSAKIS, M.R. PALOMBO. — La fauna a vertebrati terrestri del Pleistocene delle isole del Mediterraneo 131

G. CHEYLAN. — Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse) 417

G. CHEYLAN. — Compte rendu de la table ronde : Répartition géographique et statut des Mammifères menacés dans les îles méditerranéennes 481

M. CHEYLAN. — Compte rendu de la table ronde : Statut des Reptiles et Amphibiens dans les îles méditerranéennes 473

P. CONSTANT, P. BONNET, M.C. EYBERT, J. HEDIN. — Importance des zones de la dépression briéronne pour l'avifaune aquatique (Loire-Atlantique, France). II. Hivernage et période prénuptiale 13

L. CONTOLI. — Sulla nicchia trofica di *Tyto alba* ed *Athene noctua* nell'isola d'Elba (Toscana) in rapporto all'Italia tirrenica 367

M. CRISTALDI, G. AMORI. — Perspectives pour une interprétation historique des populations éoliennes de Rongeurs 171

Ph. DREUX, Y. FRENOT, P. JOUVENTIN, L. MASSE, O. VERDIER. — Première mission scientifique à l'île des Pingouins (Archipel Crozet) 51

M.R. DRISS, L. MAHMOUD, L. BAHRI, M.L. BOUGUERRA. — Étude préliminaire de la contamination des oeufs de Faucon pélerin (*Falco pelegrinus*) et lanier (*Falco biarmicus*) par les produits organochlorés en Tunisie 43

D. DUBRAY. — Premières données sur la dynamique de la population de Perdrix rouge (*Alectoris rufa* L.) du secteur expérimental O.N.C. (Haute-Corse) 433

D. DUBRAY. — Abondance, structure et dynamique de la population de Mouflons de Corse (*Ovis amon musimon* S.) du secteur est du massif du Cinto (Haute-Corse), et analyse du rôle de protection de la réserve de l'Office National de la Chasse d'Asco 439

P. GILLET. — Structure des peuplements intertidaux d'Annélides Polychètes de l'estuaire du Bou Regreg (Maroc) 33

I. GUYOT, J.-Cl. THIBAULT. — Les oiseaux marins nicheurs de la Méditerranée occidentale : répartition, effectifs et recensements 305

J. ILIOPOULOU-GEORGUDAKI. — Chiropterofauna of Lesvos island (East Aegan) and their divergence from these of the Greek mainland 205

P.F. KEYMAR. — *Algyroides fitzingeri* (Wiegmann, 1834) (Reptilia, Lacertidae) : habitat qualities and distribution 349

L.-Ph. KNOEPFFLER. — L'Euprocte de Corse : originalité de sa faune parasitaire 219

T. LAMINE-CHENITI. — Contribution à l'étude biosystématique et écologique des Rongeurs et Lagomorphes de l'île de Zembra (Tunisie) 403

T. LAMINE-CHENITI. — Contribution à l'étude biosystématique et écologique des Rongeurs sauvages de l'Archipel de Kerkennah (Tunisie) 407

M. LAMOTTE. — Introduction (au Colloque : Qu'est-ce que l'écologie du paysage) 489

B. LANZA. — Hypothèses sur les origines de la faune herpétologique corse 163

J. LECOMTE, J.N. LHÉRITIER — Les aires protégées des îles méditerranéennes (Biogéographie et écologie des îles méditerranéennes appliquées au domaine de la conservation, législations nationales et bilan actuel en matières d'aires protégées) 457

J.Cl. LEFEUVRE, G. BARNAUD. — Écologie du paysage : mythe ou réalité ? 563

S. MAS-COMA, J.G. ESTEBAN. — La evolucion de una fauna parasitaria en islas «continentales» : el caso de los Helmintos de micromamiferos en las Baleares y Pitiusas 211

B. MASSA, M G. DI PALMA. — Rettili, Anfibi e Uccelli terrestri delle isole circum-siciliane 225

J Th MATSAKIS. — A propos de la faune insulaire de l'Egée : quelques comparaisons entre Vertébrés et Invertébrés (Aspects faunistiques, biogéographiques et écologiques) 331

J. MAYOL. — Compte rendu de la table ronde sur l'avifaune insulaire méditeranéenne 477

B MONTESANTO. — Contribution à l'étude du phytoplancton du lac de Créteil (Val de Marne) au cours des années 1981 et 1982. Variations interannuelles 23

L. NAVIGLIO. — La protection des Vertébrés dans les îles italiennes 429

J.F. NOBLET. — Chiroptères de Corse : statut et protection 451

S NOUIRA. — Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie) 363

G. OLIVARI, G. BRUN. — Le nombre de caeca pyloriques dans les populations naturelles de truites communes *Salmo trutta* Linné en Corse 197

Ph. ORSINI, G. CHEYLAN. — Les Rongeurs de Corse. modifications de taille en relation avec l'isolement en milieu insulaire 411

G. PARLANTI, B. LANZA, M POGGESI, V. SBORDONI. — Anfibi e rettili delle isole del Mediterraneo : un test dell'ipotesi dell'equilibrio insulare 335

F. POPLIN, J.D. VIGNE, A. GAUTHIER. — Données nouvelles sur l'ours (*Ursus arctos*, Carnivora, Mammalia) en Corse 189

P. QUEZEL. — Esquisse phytogéographique de la végétation climacique potentielle des grandes îles méditerranéennes 121

B. ROCHE. — Bilan des premiers inventaires ichtyologiques du réseau hydrographique de la Corse. Remarques sur les espèces d'eaux courantes 235

E. SEVA ROMAN. — Densidad, distribucion y reparto de recursos entre dos especies de saurios de la isla Plana (Alicante, Espana) 357

P. TRIPLET, B ELKAIM, S. PICHARD — L'utilisation d'enclos pour l'étude des relations interspécifiques en milieu littoral : analyse synthétique, applications 55

J.D. VIGNE, M.C. MARINVAL-VIGNE. — Contribution à la connaissance du Cerf de Corse (*Cervus elaphus*, Artiodactyla, Mammalia) et de son histoire 177

H. WALTER. — Temporal and spatial dynamics of *Sylvia* Warblers in the Tyrrhenis 375

Analyses d'ouvrages 83, 557

Résumés de thèses 63

Vie de la Société 89, 561

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Le Directeur de la Publication : P. BLANDIN

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Photocomposition-Maquettisme, Ch. LHÉRITIER - **COMPO-SCIENCE**, 34270 Les Matelles
Impression **TECHNIC-OFFSET** — *Imprimé en France.*
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1989)

Le **Bulletin d'Écologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du **Bulletin**, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en **3 exemplaires** (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes), sous leur forme définitive. Ils devront être **entièrement dactylographiés** au recto de feuilles 21 × 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

— Le titre ;
— Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
— L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
— Le résumé en français et le «summary» en anglais, d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
— La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
— Les mots-clés en français et les «key-words» en anglais ;
— Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
— Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin**, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Les **dessins originaux** seront fournis (et non les photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 × 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968. — Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987. — *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982. — Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D., (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes I : 320 p.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; **aucune correction d'auteur ne sera acceptée**. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrit qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR LE TOME 20-1989

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE et C.E.E.	80 F	260 F	340 F
AUTRES PAYS	80 F	330 F	410 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	40 F	130 F	170 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 2,1 %	T.T.C.
FRANCE	480,77 F	10,10 F	490,87 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	432,69 F	9,09 F	441,78 F
ÉTRANGER	500,00 F	10,50 F	510,50 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	450,00 F	9,45 F	459,45 F

SIEGE DU MUSEUM PARIS

IMPORTANT : *Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.*

12 AVR. 1991